ÉTUDE ULTRASTRUCTURALE DES ASQUES BITUNIQUÉS DE L'*HYSTEROGRAPHIUM FRAXINI* (PERS. ex FR.) de NOT. (ASCOMYCÈTES, HYSTÉRIALES) : DÉVELOPPEMENT DE LA PAROI ET DÉHISCENCE

par A. BELLEMERE* et J. HAFELLNER**

RÉSUMÉ. – L'ultrastructure de la paroi latérale et apicale des asques de type bituniqué de l'*Hysterographium fraxini* est étudiée au cours de leur développement. Des figures de déhiscence de type Jack in the box (= fissituniqué) sont analysées. La paroi ascale comporte quatre couches a, b, c, d. La couche profonde (d), développée tardivement, s'amincit avant la déhiscence; son rôle fonctionnel est souligné. Elle seule s'évagine à la déhiscence; elle correspond donc à l'endotunica. Plusieurs processus indépendants interviennent dans l'édification de l'appareil apical; celui-ci régresse avant la déhiscence. La comparaison du schéma structural de l'apex avec celui du type *Placynthium* permet d'établir un lien entre la structure des asques de type bituniqué et ceux de type *Lecanora* (= type archéascé). La structure en bandes (= «banded pattern») de la paroi profonde n'intervient pas dans la déhiscence fissituniquée mais caractérise le mode d'épaississement de l'endotunica; elle n'est pas propre aux asques bituniqués. A la déhiscence l'évagination de l'endotunica s'effectue par le jeu d'une mince strate périphérique de l'endotunica, Patag –. La présence d'une différenciation apicale de l'exotunica et son comportement à la déhiscence sont mentionnées. La déhiscence est comparée à celle des asques de type *Peltigera* et *Rhizocarpon*. Les termes «asque bituniqué», «exoascus», «endoascus», «exotunica», «endotunica» ainsi que la valeur taxonomique de la déhiscence de type fissituniqué sont brièvement discutés.

ZUSAMMENFASSUNG. – Die Ultrastruktur der seitlichen und apikalen Partien der bitunicaten Ascuswand von *Hysterographium fraxini* werden im Laufe ihrer Entwicklung studiert. Abbildungen, die die Öffnungsweise des Ascus vom Jack in the box - Typ (= fissitunicat) zeigen, werden analysiert. Die Ascuswand wird aus den 4 Schichten a, b, c, d aufgebaut. Die innerste Schicht (d) entwickelt sich spät und wird vor der Sporenabgabe wieder dünner; die funktionelle Bedeutung der Schicht d wird betont, denn sie allein wird bei der Öffnung des Ascus vorgestreckt und entspricht somit der Endotunica. Mehrere

* Laboratoire de Mycologie, École Normale Supérieure de Saint-Cloud, Grille d'Honneur, Parc de Saint-Cloud, F 92211, Saint-Cloud.

** Institut für Botanik der Karl-Franzens-Universität, Holteigasse 6, A-8010, Graz, Austria.

CRYPTOGAMIE, MYCOLOGIE *(Cryptog., Mycol.)* TOME 3 (1982).

unabhängige Strukturbildungsprozesse haben Anteil am Aufbau des Apikalapparates; dieser wird vor der Sporenabgabe kleiner. Der Vergleich des Strukturschemas der Ascusspitze mit dem vom *Plucynthium*-Typ lässt einem ein Verbindungsglied zwischen der Struktur der Asci vom bitunicaten Typ und der vom *Lecanora*-Typ (type archéascé) annehmen. Das gebänderte Muster (banded pattern) der inneren Wandschicht steht nicht im Zusammenhang mit der fissitunicaten Öffnungsweise sondern ist ein Charakteristikum der Art der Verdickung der Endotunica. Dieses gebänderte Muster ist keine Eigentümlichkeit der bitunicaten Asci allein. Bei der Öffnung des Ascus fungiert eine dünne periphere, Patag – negative Schicht der Endotunica als Gleitschicht, die das Vortreten der Endotunica ermöglicht. Eine apikale Differenzierung der Exotunica wird erwähnt; jene ist auch nach der Öffnung des Ascus erkennbar. Die Öffnungsweise des Ascus wird verglichen mit der der Asci vom *Peltigera* Typ und *Rhizocarpon*-Typ. Die Termini «bitunicater Ascus», «Exoascus», «endoascus», «Exotunica» und «Endotunica» sowie der taxonomische Wert des fissitunicaten Typs der Ascusöffnung werden diskutiert.

SUMMARY. – The ultrastructural characters of the lateral and apical part of the ascus wall are studied during the development of the bitunicate asci in *Hysterographium fraxini*. Ultrastructural features of the Jack in the box (= fissitunicate) type of dehiscence are discussed. Four layers (a, b, c, d) are recognized in the ascus wall. The internal layer (d), is late developed and become thinner before the dehiscence time; its functional importance is emphasized. This layer only is evaginated at the dehiscence; so it corresponds to the endotunica. Apical structure of the ascus wall results of several independant processes and decline before dehiscence. The comparison of the structural scheme of the apex with the *Plycynthium* type leads to assume an effective link between the bitunicate type of asci and the *Lecanora* type (= archaeasce type). The «banded pattern» of the inner layer of the wall has no part in the fissitunicate dehiscence but is a characteristic of the thickening process of this layer; it is not restricted to bitunicate asci. During the dehiscence the gliding of the evaginated endotunica occurs in a thin peripherical underlayer of the endotunica which does not react with the Patag test. An apical differenciation of the exotunica is mentioned; it is still recognizable after the dehiscence of the ascus. Comparisons are made with the dehiscence in the *Peltigera* and *Rhizocarpon* types of asci. The terms «bitunicate ascus», «exoascus», «endoascus», exotunica», «endotunica» as well as the taxonomical value of the fissitunicate type of dehiscence are briefly discussed.

Les documents ultrastructuraux relatifs à la paroi des asques bituniqués, sensu LUTTRELL (1951), sont peu nombreux (SCHRANTZ, 1970; FURTADO et OLIVE, 1970; REYNOLDS, 1971; BELLEMERE, 1971; GRIFFITHS *in* BECKETT et al., 1974; TYSON et GRIFFITHS, 1976; PARGUEY-LEDUC, 1977; PARGUEY-LEDUC et JANEX-FAVRE, 1982). Des asques considérés comme des variantes du type bituniqué ont été étudiés chez des Lichens par HONEGGER (1978, c et 1980). Le présent travail complète et précise les données ultrastructurales concernant les asques de l'*Hysterographium fraxini* (BELLEMERE, 1971 et 1975) et étudie leur déhiscence.

I. – MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les ascocarpes d'*Hysterographium fraxini* récoltés sur rameaux morts de frêne (Auriac l'Église, Cantal, France, altitude 600 m, 3.11.74) sont étudiés

par les méthodes classiques de la microscopie électronique par transmission (cf. BELLEMERE, 1975) : fixation par le glutaraldéhyde, post-fixation par le tétroxyde d'osmium, inclusion dans l'araldite ou la résine de SPURR (1969), coupes ultrafines à l'aide d'un ultramicrotome Reichert OMU $_2$, coloration des coupes par la technique de THIÉRY (1967), qui révèle certains polysaccharides, examen au moyen d'un microscope électronique Jeol JEM 7 sous tension de 80 kV.

II. – RÉSULTATS

L'ultrastructure de la paroi latérale et apicale a été examinée au cours de plusieurs stades du développement de l'asque.

A) Le jeune asque uninucléé, avant la fin de son allongement (Pl. I; Fig. 3-A, 4-A).

1) La paroi ascale

La mince paroi latérale du jeune asque (< 1μm) comporte déjà plusieurs couches de structure différente (Pl. I-B, C; Fig. 3 A). Elles sont dénommées a à d, de l'extérieur vers l'intérieur, selon la terminologie de BELLEMERE (1971). Celle-ci a été modifiée à la suite des études de développement faites dans le présent travail et en tenant compte des donneés acquises récemment chez divers Discomycètes, lichénisants ou non (BELLEMERE et LETROUIT-GALINOU, 1981, 1982; HAFELLNER et BELLEMERE, 1982 a, b, c; BELLEMERE et HAFELLNER, 1982). Par rapport au schéma initial l'importance des couches b et d a été réduite au profit de la couche c dont la structure est considérée comme plus complexe. On distingue ainsi dans la paroi :

- une couche a, externe, mince, Patag +, en continuité avec le gélin interascal,
- une couche b, sous-jacente, non réactive au test de Thiéry; elle passe le plus souvent inaperçue car elle est très mince.
- une couche c, de texture finement granuleuse, assez réactive au test de Thiéry, qui comporte trois sous-couches inégalement denses et sombres. La sous-couche externe c_1, très mince, est faiblement Patag +. La sous-couche intermédiaire c_2, à peine plus épaisse, est claire. La sous-couche profonde c_3, la plus développée et la plus réactive, est moins dense dans sa partie médiane. Il arrive fréquemment, à ce stade comme aux suivants, que la sous-couche c_2 s'épaississe localement de façon importante dans certaines parties de la paroi latérale de l'asque (Pl. I-A).
- la couche profonde de la paroi, couche d, d'aspect plus clair que la couche c est très mince et pas encore distinctement stratifiée quand le jeune asque est encore court (Pl. I-B, C).

2) L'apex du jeune asque

Au sommet du jeune asque, en forme de dôme largement surbaissé, la paroi est plus mince que sur le flanc (≠ 0,5μm) et sa structure est légèrement diffé-

rente (Pl. I-A; Fig. 4-A). La couche d, d'épaisseur irrégulière, est extrêmement mince. C'est la sous-couche c_3, un peu plus réactive que dans la paroi latérale, qui forme l'essentiel de la paroi car les sous-couches c_1 et c_2 sont très réduites. Sous le gélin, la couche a est mal individualisée; la couche b, reconnaissable à son aspect clair, est formée d'une juxtaposition de très petits éléments subsphériques, Patag −.

B) Le jeune asque avant l'apparition des ébauches sporales (Pl. II; Fig. 3-B, 4-B).

Quand l'asque s'allonge sa paroi latérale devient épaisse (au moins 2μm). La couche d s'y est considérablement développée, de façon un peu irrégulière, et sa texture devient nettement fibrillo-lamelleuse; sa strate la plus externe, non polysaccharidique, apparaît sur les coupes comme un liséré clair contrastant avec la base sombre de la sous-couche c_3 (Pl. II-C; Fig. 3-B).

A l'apex de l'axe, la couche d, bien qu'importante, est un peu moins épaisse que sur le flanc. Une coupe longitudinale, légèrement latérale, révèle la présence, dans la partie profonde de cette couche, de fibrilles ou de fins tubules contigus, à paroi Patag +, disposés perpendiculairement au plasmalemme (Pl. II-A, B). Cet aspect résulte de la section longitudinale tangentielle d'une couronne de fibrilles qui s'ébauche dans la paroi apicale de l'asque et prendra tout son développement au stade suivant (Fig. 4-B).

C) L'asque à ascospores encore jeunes et non cloisonnées (stades primaire et secondaire) (Pl. III, IV; Fig. 3-C, 4-C).

L'épaisseur de la paroi latérale de l'asque s'est accrue; elle dépasse 3μm à la suite du développement de la couche d, maintenant épaisse de plus de 2μm (Fig. 3-C). Sur les sections transversales des asques, les nombreuses strates concentriques de cette couche, alternativement claires et sombres, présentent la structure en bandes (= «banded pattern») signalée par REYNOLDS (1971) chez le *Limacinula theae* et retrouvée depuis chez les asques bituniqués avec plus ou moins de netteté (cf. PARGUEY-LEDUC et JANEX-FAVRE, 1982) (Pl. III-B). Dans les sections longitudinales axiales la structure en bandes n'est pas observée (Pl. III-A, IV). Dans ces deux types de sections une mince sous-couche submédiane très claire bordée sur chacune de ses faces par une strate étroite Patag + est bien distincte dans la couche d (Pl. III, IV).

L'apex de l'asque présente une structure remarquable. Une coupe pratiquement axiale permet de constater que les lamelles fibrilleuses alternativement claires et sombres de la couche d se rebroussent vers le bas tout autour du sommet de l'épiplasme (Pl. III-A, IV). Elles forment ainsi une sorte de coupole lamelleuse qui s'achève vers le bas en une couronne de fibrilles perpendiculaires au plasmalemme; à sa base, celle-ci est légèrement saillante dans l'épiplasme. Sur sa face interne, comme sur sa face externe, cette couronne de fibrilles porte des ramifications sinueuses; dans les sections longitudinales, celles-ci donnent

un aspect plus ou moins granuleux à la partie profonde de la couche d au voisinage de l'apex. Cet aspect n'est pas très affirmé du côté interne de la coupole car la ramification est faible et relativement ordonnée; il apparaît beaucoup plus nettement du côté externe où les ramifications sont nombreuses et régulières (Fig. 1, 4-C).

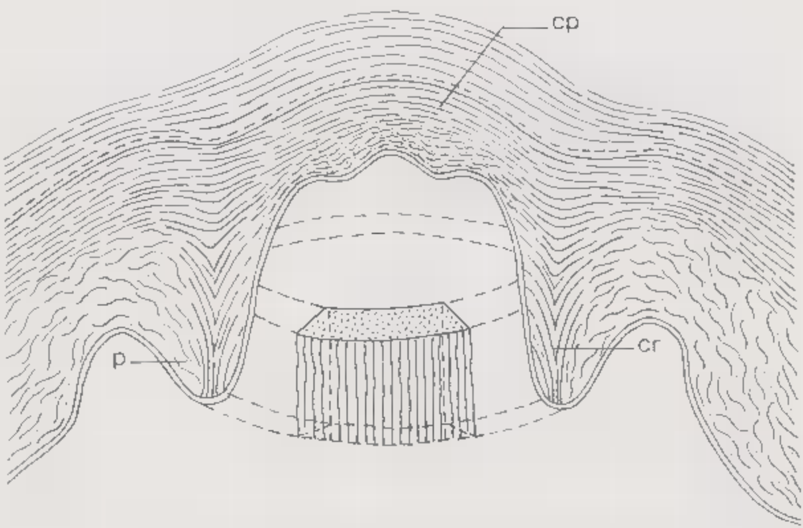


Fig. 1. – Schéma structural semi-perspectif du rebroussement des fibrilles de la couche profonde de la paroi ascale autour de la chambre oculaire. Dans le pendentif (p) les fibrilles rebroussées, orthogonales au plasmalemme, forment une couronne (cr), inégalement ramifiée sur ses deux faces. Au-dessus de la couronne les fibrilles sont arquées en coupole (cp).

Fig. 1. – Halbperspektivisches Strukturschema der dem Ascusfuss zugekehrten Fibrillen in der innersten Schicht der Ascuswand rund um die «chambre oculaire». Im nach unten hängenden Ringwulst (p) bilden die zurückgebürsteten Fibrillen, die normal zum Plasmalemma stehen, eine Corona (cr), ungleich verzweigt auf den beiden Seiten. Über der Corona sind die Fibrillen zu einer Kuppel zusammengebogen.

D) L'asque à ascospores cloisonnées avec périspore différenciée (Pl. V à VII; Fig. 3-D).

1) La paroi de l'asque.

Lorsque, dans les ascospores, la périspore commence à prendre de l'importance et à devenir Patag +, et alors qu'apparaissent les premières cloisons transversales, très minces, la paroi de l'asque est encore peu modifiée : son épaisseur est à peine réduite et sa structure reste inchangée (Pl. V; Fig. 3-D).

Plus tard, au cours de la maturation des ascospores, la paroi s'amincit très

nettement. L'ensemble des couches a et c s'y modifie peu, son aspect reste le même et son épaisseur se réduit à peine. La couche d s'amincit régulièrement de façon importante, tandis que sa texture fibrillo-lamelleuse s'efface peu à peu.

Ainsi, à l'apparition des cloisons longitudinales des ascospores, la couche d est déjà nettement moins épaisse, mais sa stratification reste distincte (Pl. VI-B; Fig. 3-E).

Quand les ascospores se sont nettement cloisonnées en spores secondaires mais que celles-ci sont encore contiguës, la stratification de la couche d s'estompe (Pl. VII-A, B; Fig. 3-F); seule la sous-couche claire qui borde la couche d vers l'extérieur reste relativement distincte.

Lorsque les ascospores sont pratiquement mûres et que de larges méats séparent leurs spores secondaires, la paroi ascale devient très mince (Pl. VII-C; Fig. 3-G). La couche d n'est pratiquement pas plus épaisse que la couche c; son aspect lamelleux a disparu; sa strate externe claire n'est plus distincte. Dans la sous-couche c_3 la partie médiane devient plus claire, les bordures sont au contraire plus sombres.

2) L'apex de l'asque.

Quand les spores secondaires des ascospores ne sont pas encore nettement délimitées, la paroi apicale de l'asque est plus épaisse que la paroi latérale. La couche d, encore stratifiée, s'amincit dans sa partie interne (Pl. VI-A; Fig. 4-D). La couronne de fibrilles qui entoure le sommet de l'épiplasme est un peu moins saillante vers le bas. Les aires granuleuses, qui, sur les coupes longitudinales correspondent aux ramifications latérales de ces fibrilles, sont un peu plus étendues que précédemment. Dans certaines régions de la couche d, la réactivité d'ensemble devient plus faible et les structures, fibrillaires ou granulaires, s'effacent. A l'apex de l'asque cette dédifférenciation est nette dans toute l'épaisseur de la couche d, mais elle ne se manifeste que dans la partie profonde de cette couche au-dessous de la région de structure granuleuse qui correspond aux ramifications externes de la couronne apicale de fibrilles (Pl. IV-B).

Lorsque les méats qui séparent les spores secondaires des ascospores deviennent importants, l'amincissement de la paroi se confirme (Pl. VII-A, B; Fig. 4-E). La stratification de la couche d devient indistincte. Des éléments de la couronne de fibrilles qui entoure le sommet de l'épiplasme sont cependant encore présents. Les zones dédifférenciées de la paroi apicale, plus nettement distinctes, sont aussi plus étendues.

E) La déhiscence de l'asque
(Pl. VIII, IX; Fig. 2, 3-G).

Sur une coupe longitudinale axiale d'un asque ayant subi la déhiscence de type Jack in the box, on observe que l'ensemble de la paroi s'est considérablement épaissi (Pl. VIII, IX-A).

Sur la partie non évaginée de la paroi, on reconnaît nettement, vers l'exté-

rieur, la couche a, externe, restée mince, très réactive au test de Thiéry, qui est en continuité avec le gélin interascal polysaccharidique. Sous la couche a, une couche claire, qui est assez épaisse (moins qu'il n'y paraît sur la Pl. VIII où la coupe est légèrement oblique) et devient à peine distincte au sommet de la partie non évaginée, correspond probablement à la sous-couche c_2 ; son aspect rappelle en effet celui des épaississements occasionnels de cette sous-couche observés sur des asques immatures (Pl. I-A; Pl. III-B; Pl. V). Elle recouvre une couche Patag +, finement granuleuse, dont l'aspect est celui de la sous-couche c_3. La couche b, les sous-couches c_1 et c_2, qui étaient très minces dans l'asque non ouvert, sont difficilement distinctes mais elles paraissent cependant conserver leur individualité (Pl. IX-B). Au sommet de la partie non évaginée, la paroi, un peu plus dense, est recourbée vers l'intérieur et présente sur les coupes une remarquable section en crochet dont l'ossature est constituée essentiellement par la couche c (Pl. IX-B).

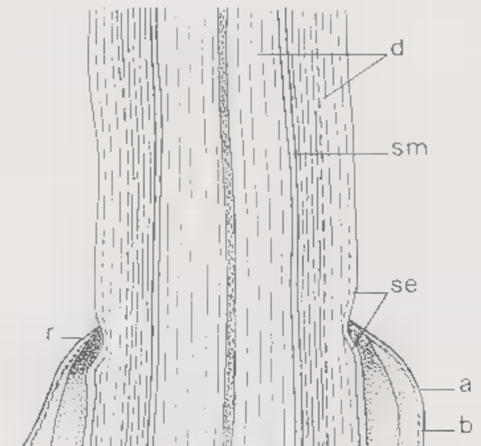
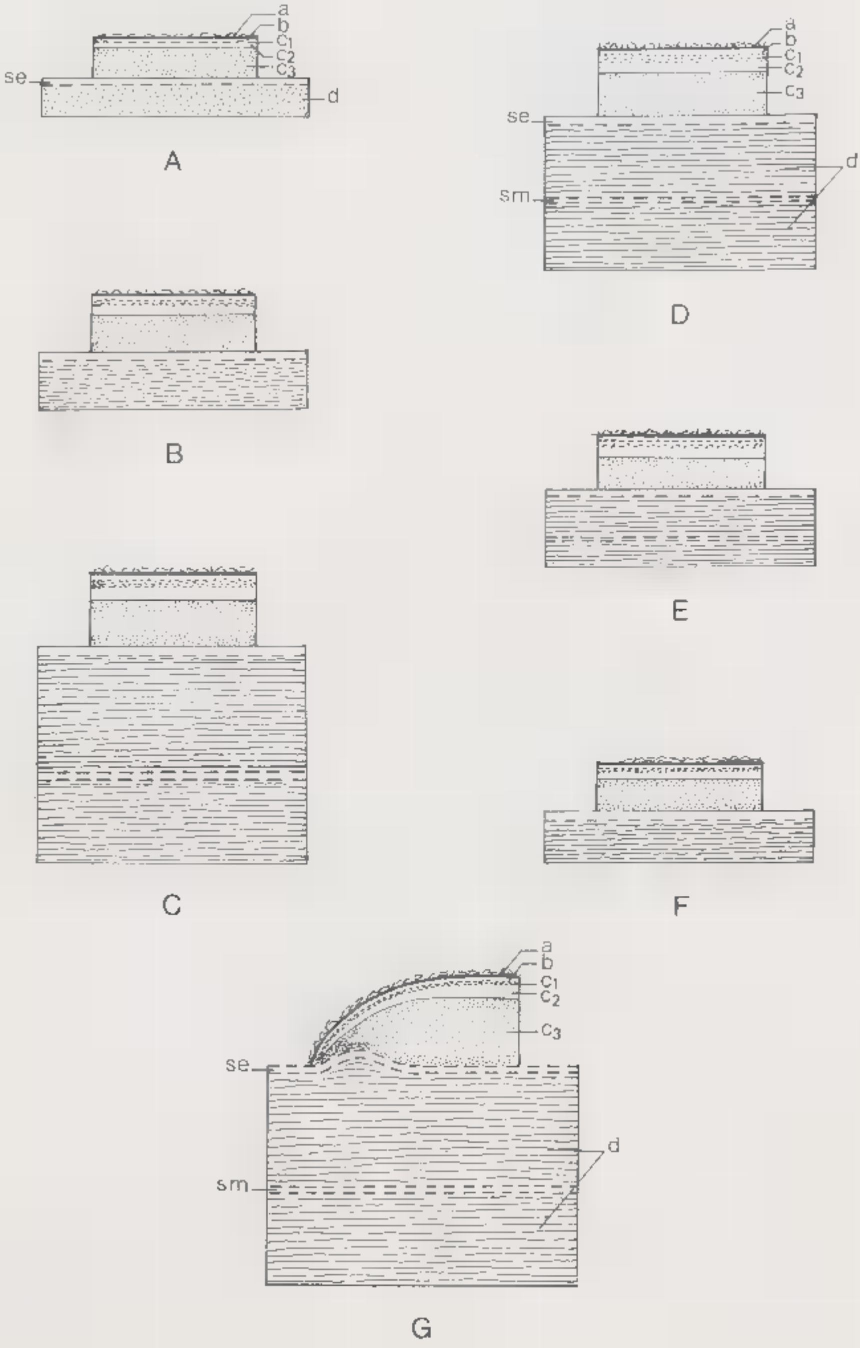


Fig. 2. — Schéma de la partie supérieure de l'asque après sa déhiscence. L'endotunica (couche d), épaissie, est évaginée. L'exotunica (couches a + b + c) est aussi épaissie; la couche c est plus dense vers l'apex. Le glissement s'effectue au niveau de la strate claire externe de d (se) distincte de la strate claire médiane (sm). L'épiplasme est très réduit.

Fig. 2. — Schema des oberen Teils des Ascus nach der Sporenabgabe. Die Endotunica (Schicht d) ist verdickt und vorgestreckt. Die Exotunica (Schicht a + b + c) ist ebenfalls verdickt; die Schicht c ist ausserdem der Asucsspitze zu dichter. Als Gleitfläche fungiert die helle, äussere Unterschicht von d (se), deutlich geschieden von der hellen, medianen Unterschicht (sm). Nur noch wenig Epiplasma ist vorhanden.



Source : MNHN, Paris

La séparation entre la partie évaginée et la partie non évaginée de l'asque se fait au-dessous de la sous-couche sombre c_3, au niveau d'une strate claire, mal délimitée, mais cependant distincte, qui correspond à la sous-couche claire bordant la couche d vers l'extérieur (Fig. 2, 3-G).

La partie évaginée de la paroi ascale correspond donc à l'ensemble de la couche d. Sa très fine stratification qui contraste avec la texture granuleuse de la partie non évaginée, s'accorde avec la structure présentée par la couche d dans les asques immatures, d'autant plus qu'elle est parcourue par une fine lamelle submédiane, d'aspect clair, comme l'est la couche d avant la déhiscence de l'asque.

C'est donc entre les couches c et d de la paroi, au niveau d'une mince strate claire bordant vers l'extérieur la couche d, que s'effectue le glissement entre la partie évaginée et la partie non évaginée de la paroi au moment de la déhiscence Jack in the box.

III. – DISCUSSION

Dans la discussion, le terme de «bituniqué» sera utilisé dans le sens original de LUTTRELL (1951) et non dans le sens élargi d'ERIKSSON (1981). En d'autres termes, on restreindra ici le terme de «bituniqué» aux asques dont la paroi épaisse, non amyloïde, est stratifiée et dont la déhiscence est de type Jack in the box (INGOLD, 1933) (= fissituniqué sensu DUGHI, 1957; = physoclastic sensu FURTADO et OLIVE, 1970 : 806).

On envisagera successivement les caractéristiques de la paroi ascale, de l'appareil apical, et de la déhiscence.

A) La paroi latérale de l'asque.

1) Structure générale de la paroi.

Les observations en microscopie électronique montrent que sur toute la surface de l'asque la paroi est constituée de quatre couches a, b, c, d. La couche a, externe, mince, Patag + est solidaire du gélin interascal. La couche b, toujours

Fig. 3. – Schéma récapitulatif des variations d'épaisseur et de structure de diverses couches de la paroi de l'asque au cours du développement de celui-ci (A, asque uninucléé encore court; B, asque allongé, aux environs de la méiose; C, début de différenciation des ascospores D, début de cloisonnement des ascospores; E, ascospores à spores secondaires individualisées; F, après la déhiscence).

Fig. 3. Zusammenfassendes Schema der Veränderungen in der Dicke und Struktur der diversen Ascuswandschichten im Zuge der Entwicklung (A, Ascus einkernig, noch kurz; B, Ascus verlängert, etwa im Stadium der Meiose; C, Beginn der Ascosporendifferenzierung; D, Beginn der Sporenseptierung; E, Ascosporen mit ausdifferenzierten Sekundärsporen; F, nach der Sporenabgabe).

très fine et souvent difficile à déceler est Patag –. La couche c, plus épaisse, assez granuleuse, faiblement Patag + comporte plusieurs strates. La couche d est bien développée sur toute la surface de l'asque. Elle s'épaissit tardivement; de ce fait, elle a parfois été appelée secondaire (= secondary wall) (REYNOLDS, 1971). Ce terme ne semble pas exact chez l'*Hysterographium fraxini* où il n'a pas été observé de jeune stade à paroi homogène contrairement à ce qu'ont signalé PARGUEY-LEDUC et JANEX-FAVRE (1982) chez d'autres asques bituniqués; ici la couche d paraît en effet exister d'emblée sous la forme d'un étroit espace membranaire Patag –. La texture fibrillo-lamellaire de la couche d a été mentionnée en microscopie photonique par FUNK et SHOEMAKER (1967); elle est bien constitutive et ne résulte pas d'artefacts comme a pu l'envisager REYNOLDS (1971). Chez l'*Hysterographium fraxini*, comme chez d'autres asques bituniqués, la couche d n'est pas homogène. On y observe en particulier une mince strate périphérique Patag –, au niveau de laquelle s'effectue le glissement de l'endotunica sur l'exotunica lors de la déhiscence. Chez divers asques bituniqués PARGUEY-LEDUC et JANEX-FAVRE (1982) constatent que cette strate apparaît à la suite d'une dédifférenciation, à caractère lytique, d'une partie de la couche d; sa formation n'a pas été observée ici. La couche d est également parcourue par une autre mince strate claire en position submédiane. Cette strate reste bien distincte après la déhiscence dans la partie évaginée de la paroi ascale (Pl. VIII, IX); dans les coupes, elle apparaît souvent plus nettement que la strate claire périphérique souvent difficile à déceler (cf. FURTADO et OLIVE, 1970, fig. 23; GRIFFITHS *in* BECKETT et al., 1974, fig. 289).

2) Variations de l'épaisseur de la paroi au cours du développement des asques.

L'épaisseur de la paroi ne reste pas constante au cours du développement de l'asque (cf. BELLEMERE, 1971; MÜLLER, 1981). Elle passe par un maximum avant la maturation des ascospores, se réduit avant la déhiscence et s'amplifie de nouveau après celle-ci. Ces variations sont liées essentiellement à celles de la couche profonde de la paroi (= couche d). En effet, les couches a et b sont toujours très minces. L'épaisseur de la couche c reste assez constante sauf avant la déhiscence où elle se réduit sensiblement (environ 0,3µm au lieu de 0,6µm en moyenne). Après la déhiscence la couche c est fortement épaissie. La couche d est très mince quand l'asque est encore court (0,3µm environ); puis son épaisseur s'accroît beaucoup quand l'asque s'est allongé et que les ascospores sont jeunes (elle dépasse 2 µm). Elle s'amincit de nouveau pendant la maturation des spores et n'a plus que 1µm d'épaisseur avant la déhiscence. Au moment du Jack in the box, elle subit un important gonflement (son épaisseur dépasse 5µm).

3) Valeur structurale de la couche profonde de la paroi (couche d).

D'après les observations en microscopie photonique, il est admis que la déhiscence Jack in the box résulte d'un glissement de l'endoascus sur l'exoascus. Il n'a cependant pas été absolument démontré que les termes endoascus et

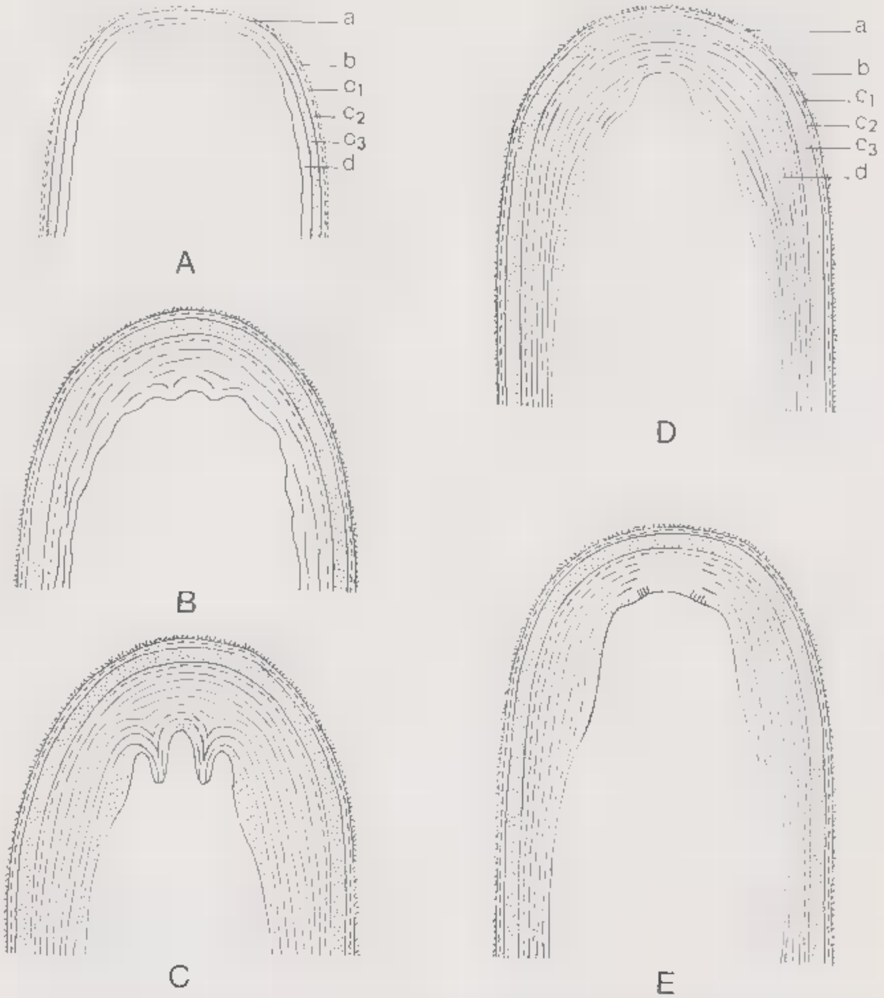


Fig. 4. — Schéma récapitulatif sommaire des modifications de la structure de la paroi dans la région apicale de l'asque au cours du développement de celui-ci. (A, asque uninucléé, encore court; B, asque aux environs de la méïose; C, asque à ascospores en début de différenciation, D, asque à ascospores en début de cloisonnement; E, asque à ascospores à spores secondaires individualisées).

Fig. 4. — Zusammenfassendes Schema aller Strukturveränderungen im apikalen Bereich der Ascuswand im Zuge ihrer Entwicklung (A, Ascus einkernig, noch kurz: B, Ascus etwa im Stadium der Meiose; C, Beginn der Ascosporendifferenzierung; D, Ascus mit Ascosporen am Beginn der Querwandbildung; E, Ascus mit Ascosporen, die sich zu Sekundärsporen differenziert haben).

exoascus recouvrent exactement les mêmes entités pariétales selon qu'il s'agit d'un asque ouvert ou d'un asque immature. L'exoascus n'est en effet défini,

pratiquement, que par sa réfringence. Or, celle de la couche c de la paroi pourrait bien se modifier, en totalité ou en partie, après la déhiscence; la microscopie électronique montre en effet que la texture de cette couche varie lors de cette dernière. Puisque l'on dispose maintenant de précisions ultrastructurales, il paraît souhaitable, afin d'éviter des ambiguités ou des confusions, de réserver les termes d'exoascus et d'endoascus aux observations en microscopie photonique en leur conservant leur sens habituel (cf. CHADEFAUD, 1960) et d'utiliser, en microscopie électronique, ceux d'ectotunica et d'endotunica qui jusque là ont été moins employés. L'endotunica est alors formée par la couche d de la paroi, qui est seule évaginée à la déhiscence chez les asques bituniqués typiques. L'exotunica comprend l'ensemble des couches a+b+c de la paroi. L'hypothèse selon laquelle la strate claire observée dans la paroi est bien à l'origine du Jack in the box (SCHRANTZ, 1970; REYNOLDS, 1971; PARGUEY-LEDUC et JANEX-FAVRE, 1982) se trouve confirmée par l'étude ultrastructurale de la déhiscence de l'asque chez l'*Hysterographium fraxini*. Toutefois, on a vu, ci-dessus, que deux minces strates claires peuvent être décelées dans l'endotunica (couche d), l'une périphérique et l'autre submédiane. La distinction entre l'exotunica et l'endotunica ne peut donc être valablement faite qu'après les avoir observées conjointement dans une même coupe et avoir effectué si possible une étude du développement de la paroi. En raison de la méconnaissance à la fois de l'emplacement de la couche de glissement à la déhiscence et de l'existence simultanée de ces deux minces strates claires au niveau de l'endotunica, la délimitation de l'exotunica est restée assez incertaine et les observateurs ont souvent intégré sa partie profonde à l'endotunica. Ainsi, BELLEMERE (1971) a appelé, à tort, endoascus externe l'ensemble formé par la partie externe de la couche d et la couche c; GRIFFITHS *in* BECKETT et al. (1974, fig. 289), étend l'endoascus à une partie de l'exoascus; HONEGGER (1978 b, 1978 c, 1980) chez des Lichens à déhiscence en rostre, considère que la partie extensible de la paroi n'est qu'une partie de la paroi profonde.

Puisque l'endotunica doit être limitée à la couche d, il en résulte que chez les Unituniqués dont la couche d est réduite, l'endotunica est en général très mince et l'exotunica, complexe, constitue alors l'essentiel de la paroi.

4) Importance fonctionnelle de l'endotunica.

L'importante variation de l'épaisseur de la couche d (endotunica) au cours du développement de l'asque a une signification fonctionnelle. Pendant les tout premiers stades du développement des ascospores cette couche s'épaissit en se chargeant de réserves. Ultérieurement celles-ci seront utilisées au cours de la maturation des spores. La structure fibrillo-lamellaire de la couche d intervient sans doute dans ce processus de stockage. La maturation des ascospores des asques bituniqués est ainsi rendue plus indépendante des conditions aléatoires du milieu. Le développement d'une couche d, épaisse, et stratifiée pourrait donc avoir une signification plus écologique que systématique. Dans ces conditions, on peut concevoir que la couche d puisse être épaissie chez les asques de types structuraux très différents : Discomycètes Operculés (*Sarcoscypha*, *Thele-*

bolaceae : cf. van BRUMMELEN, 1981), Discomycètes Inoperculés (*Rhabdocline* : cf. BELLEMERE, 1977), Loculoascomycètes, divers Lichens (*Diploschistes* : cf. BELLEMERE, 1977), *Megalospora*, *Brigantiaea* et *Letrouitia* (HAFELLNER et BELLEMERE, 1982 a, b, c).

5) Remarques à propos de l'exotunica.

Chez l'*Hysterographium fraxini*, les trois couches a+b+c (exotunica) qui restent solidaires après la déhiscence de l'asque constituent un ensemble cohérent, dont les caractéristiques se modifient peu au cours du développement, et qui pourrait par suite avoir une signification systématique plus grande que la couche d (endotunica). La couche b, non polysaccharidique (sans doute protéique) semble en être la composante essentielle bien que son extrême minceur et son absence de réactivité la rende souvent difficile à déceler. On la retrouve en effet chez différents types d'asques avec de semblables caractéristiques alors que la couche a et le gélin ainsi que la couche c, ont un aspect plus variable, acquis peut-être au cours de l'évolution. L'aspect pluristratifié de la couche c observé ici et chez divers Lichens (HAFELLNER et BELLEMERE, 1982 a, b, c) pourrait, en particulier, résulter d'une longue évolution et être un indice d'ancienneté.

B) La paroi apicale de l'asque.

1) Structure de la paroi à l'apex de l'asque.

La structure de l'apex de l'asque sera interprétée selon la terminologie de CHADEFAUD (1973), avec les précisions apportées au niveau ultrastructural, par BELLEMERE et LETROUIT (1981).

Chez l'*Hysterographium fraxini* l'épaississement de la paroi ascale, constitué par la couche d (= endotunica), est maximal un peu au-dessous de l'apex où il forme un bourrelet sous-apical de texture très nettement fibrillo-lamellaire.

A l'apex, l'endotunica est un peu moins développée et, comme on l'a vu les fibrilles de sa partie profonde se rebroussent vers l'intérieur en une sorte de couronne au-dessus de laquelle les fibrilles de la région axiale sont disposées en coupole. Par sa structure et sa position autour de la chambre oculaire, la couronne de fibrilles subaxiale a valeur de pendentif, saillant à sa base dans l'épiplasme et séparé du bourrelet sous-apical par un sillon annulaire. La partie interne de la coupole surplombant la chambre oculaire correspond au corps axial.

Cette interprétation de l'apex des asques de l'*Hysterographium fraxini* permet de rapprocher ceux-ci du type *Placynthium* (BELLEMERE et LETROUIT-GALINOU, 1981 : 62, 67) chez lequel le pendentif, flanqué du bourrelet sous-apical (Fig. 5-B), est coiffé d'une coupole de fibrilles qui entoure le corps axial (Fig. 5-B). Certes, dans le type *Placynthium* la paroi latérale de l'asque est plus mince que chez l'*Hysterographium fraxini* et la texture des différents éléments constitutifs de l'apex n'est pas la même. Ainsi, les fibrilles de la coupole sont polysaccharidiques, le bourrelet sous-apical est lamelleux et le corps axial d'as-

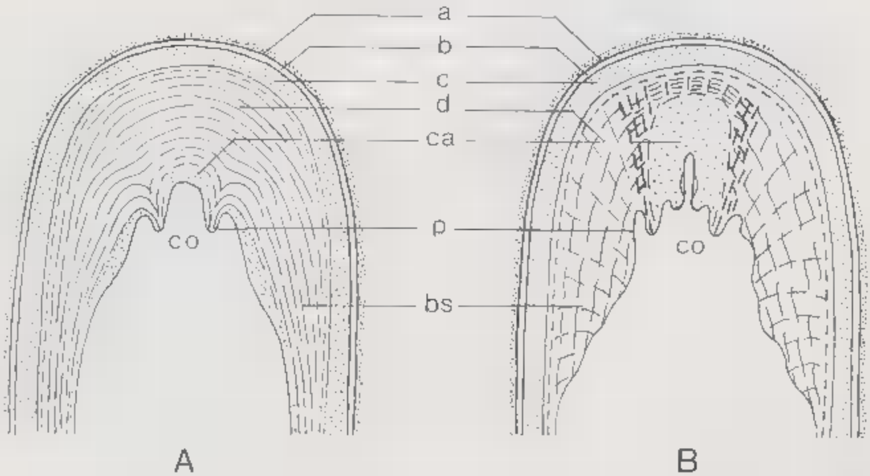


Fig. 5. – Schéma structural comparé de l'apex de l'asque de l'*Hysterographium fraxini* (A) et du *Placynthium nigrum* (B) (a, b, c, d, couches de la paroi ascale; bs, bourrelet sous apical; ca, corps axial, co, chambre oculaire, p, pendentif).

Fig. 5. – Vergleichende Strukturschemata der Ascusspitzen von *Hysterographium fraxini* (A) und *Placynthium nigrum* (B) (Abkürzungen wie bei den Tafeln verwendet).

pect faiblement stratifié; mais chez les deux types d'asques le plan structural de l'apex est fondamentalement le même (Fig. 5-A, B). Puisque le type *Placynthium* est voisin de celui des Lécanorales les plus classiques (type *Lecanora* = type *Parmelia* = asques archéascés) (BELLEMERE et LETROUIT-GALINOU, 1981, 1982) la structure des asques de l'*Hysterographium fraxini* peut être rapprochée de celle des asques des Lécanorales. Or, cette structure se retrouve chez divers asques bituniqués ainsi qu'en témoignent les observations en microscopie photonique de CHADEFAUD (1969 : 1042) et celles en microscopie électronique de FURTADO et OLIVE (1970, fig. 23) mentionnant l'existence d'une sorte de coupole dense à la base du dôme apical du *Leptosphaerulina australis*, ainsi que celles de BELLEMERE (1971, fig. 4) indiquant une modification de structure de la couche d à l'apex des asques du *Rhytidhysterium* (= *Tryblidiella*) *rufulum* et rapprochant ceux-ci du type archéascé II de CHADEFAUD et al. (1968). Par suite, la parenté entre les asques bituniqués et les asques des Lécanorales (asques archéascés) soupçonnée depuis longtemps (CHADEFAUD, 1973; LETROUIT-GALINOU, 1973) se trouve bien établie.

2) Modalités de l'édification des structures apicales de l'asque.

Ces modalités n'ont pas été suivies dans leurs détails cytologiques. Il résulte cependant de ce qui précède qu'au moins deux processus fondamentaux interviennent positivement dans l'édification des structures apicales de l'asque chez l'*Hysterographium fraxini* : l'épaississement de la couche d de la région sous-

apicale de l'asque et la différenciation d'un pendentif dans la région apicale par développement basipète d'une couronne de fibrilles. Ces deux processus sont pour une part antagonistes car l'épaississement de la paroi est moins importante vers l'apex. A ces deux processus s'adjoint un processus régressif : la dédifférenciation du corps axial (partie interne de la couronne de fibrilles apicales) et de la partie profonde de l'endotunica autour du pendentif. Chez les Lécanorales, un autre processus positif participe à la formation de l'appareil apical : l'individualisation d'éléments fibrilleux polysaccharidiques dans le bourrelet sous-apical et une partie du pendentif. Tous ces processus sont probablement communs aux différents types d'asques, avec pour chaque cas une importance relative et des rapports chronologiques différents. Ainsi, comme on l'a vu chez l'*Hysterographium fraxini*, un ou plusieurs de ces processus peuvent faire défaut. Ainsi encore, chez les Annellascés par exemple l'épaississement sous-apical est généralement absent, le pendentif (dont la différenciation basipète a été reconnue par CHADEFAUD dès 1973 : 154) est assez bien développé et la différenciation polysaccharidique du pendentif est importante. Il en résulte que plusieurs types de microstructures, chacune en rapport avec l'un de ces processus, pourraient intervenir de façon plus ou moins simultanée dans les échanges entre l'épiplasme et la paroi au cours des transformations de la paroi sommitale durant le développement des asques.

3) Importance fonctionnelle de l'appareil apical de l'asque.

La disposition orthogonale des fibrilles de la couronne par rapport au plasmalemme, ainsi que leur ramification en un système tridimensionnel vers l'intérieur et l'extérieur de la coupole, suggèrent que ces fibrilles puissent exercer un contrôle sur les échanges entre l'épiplasme et la paroi apicale de l'asque à la manière des bandes de Caspary de l'endoderme des plantes feuillées. Par extension on peut supposer que, d'une façon générale, le pendentif des asques joue un rôle fonctionnel important à cet égard.

4) Modifications de l'apex de l'asque avant la déhiscence.

A l'approche de la déhiscence la couche d s'amincit dans le sommet de l'asque. Elle perd sa réactivité au test Patag et prend un aspect homogène dans la partie tout à fait apicale de celui-ci. Une dédifférenciation analogue affecte la partie profonde de la couche d sur le flanc de la partie supérieure de l'épiplasme au voisinage d'une zone annulaire où persistent de fins granules Patag + (Pl. VI). De telles modifications de l'appareil apical des asques bituniqués avant leur déhiscence ne semblent pas avoir été signalées jusqu'à présent. Toutefois, l'existence à un stade assez âgé d'une zone granuleuse Patag + dans la région sous-apicale de l'asque a été observée chez le *Rhytidhysterium* (= *Tryblidiella rufula*) (BELLEMERE, 1971, fig. 4-5, où cette zone est appelée strate d_2). Des processus de régression d'un type analogue ont été également rencontrés chez le *Lecanidion atratum* (BELLEMERE et al., 1982).

La dédifférenciation de la partie apicale des asques bituniqués avant leur déhiscence qui jusque-là, était insoupçonnée pose le problème des relations

entre ces asques et ceux chez lesquels une régression de la paroi apicale a été observée au cours de leur maturation, en particulier avec le genre *Dactylospora* où se forme une cavité irrégulière dans la paroi de l'apex avant la déhiscence (BELLEMERE et HAFELLNER, 1982). Il peut s'agir d'une simple convergence car chez les *Dactylospora* la régression de l'apex est différente (formation d'une cavité irrégulière dans la paroi apicale) et la déhiscence est aussi d'un tout autre type que le Jack in the box. Toutefois, une certaine analogie de structure et de réactivité de la couche c de la paroi, sont peut être l'indice d'une éventuelle relation avec les asques bituniqués. Ce problème ne peut être actuellement résolu.

C) La déhiscence de l'asque.

Ainsi qu'on l'a vu, la déhiscence Jack in the box (= fissituniqué) de l'*Hysterographium fraxini* consiste en une évagination de la couche d (endotunica), une légère rétractation de l'ensemble des couches a+b+c (exotunica) et un gonflement de la paroi, aussi bien dans sa partie évaginée que dans sa partie rétractée. Elle a pour effet de permettre la libération des ascospores bien au-dessus du sommet de l'hyménium. Elle est une autre illustration du rôle biologique fondamental de la couche d de la paroi chez les asques bituniqués.

1) Signification de la structure en bandes («banded pattern» de REYNOLDS, 1971).

Il est généralement admis depuis les observations de REYNOLDS (1971) sur les asques du *Limacinula theae* que l'allongement de la paroi évaginée des asques bituniqués lors de la déhiscence Jack in the box dépend de la structure particulière de la couche profonde de la paroi des asques bituniqués («banded pattern» = structure en bandes = structure en accordéon). REYNOLDS constate, en effet, que les fibrilles de cette couche, qui sont en principe parallèles à la paroi, présentent en fait des rebroussements vers l'extérieur; ceux-ci régulièrement disposés, donnent sur les coupes un aspect de bandes transversales étroites et denses alternant avec des bandes plus larges et plus lâches.

Chez l'*Hysterographium fraxini* la structure en bandes n'a été observée qu'à des stades où les ascospores sont en voie de formation ou encore jeunes. Elle n'est plus visible à l'approche de la déhiscence lorsque la couche d, fortement amincie a perdu son aspect fibrillo-lamellaire. Chez d'autres asques bituniqués les illustrations d'une structure en bandes publiées par les auteurs se rapportent également à des asques encore dépourvus de spores, ou dont les spores sont jeunes, et elles concernent, en général, la région du bourrelet apical où la couche d est la plus épaisse (REYNOLDS, 1971, fig. 4-8; BELLEMERE, 1971, fig. 4, 6, 7; GRIFFITHS *in* BECKETT et al., 1974, fig. 289; HONEGGER 1978 b, pl. 6-A, fig. 2 a, 3, 4 a, 5 c).

La structure en bandes cessant d'être décelable quand la maturation de l'asque s'avance, elle n'intervient donc pas directement dans la déhiscence

de l'asque. Par contre, elle paraît être associée à l'épaississement de la couche d de la paroi ascale qui est contemporaine de l'individualisation des ascospores, puisqu'elle est d'autant plus nette que la couche d est épaissie. Cependant la structure en bandes a été observée après la déhiscence, dans la partie profonde non évaginée de la paroi chez les asques du *Rhizocarpon atroflavescens* ssp. *pulverulentum* qui s'ouvrent en formant une sorte de rostre court (HONEGGER, 1980; fig. 5 a, c). On pourrait admettre que, chez cette espèce, la déhiscence reste limitée précisément parce que la structure en bandes ne se déplisse pas. Mais on peut objecter à cela que si cette structure reste présente à la déhiscence chez ce *Rhizocarpon* c'est que la paroi de l'asque ne s'amincit pas à l'approche de celle-ci et conserve en quelque sorte son caractère juvénile jusqu'à la déhiscence. Alors la persistance de la structure en bandes constitue une entrave à l'allongement de l'endotunica et la déhiscence de type Jack in the box ne peut se produire. C'est seulement dans la partie sommitale de l'asque, au voisinage des différenciations amyloïdes apicales, là où il n'y a pas de structure en bandes, que l'allongement de l'endotunica est possible. Si cette interprétation est exacte l'hypothèse de la liaison de la structure en bandes avec l'épaississement de l'endotunica se trouve renforcée ainsi que celle de son absence d'intervention active dans la déhiscence de type Jack in the box pour laquelle elle serait au contraire une entrave.

Il faut remarquer, d'autre part, que la structure en bandes n'est pas propre aux asques bituniqués. On l'observe en effet, comme on vient de le voir, chez le *Rhizocarpon atroflavescens* ssp. *pulverulentum*, mais aussi dans des asques de type archéascé à bourrelet sous-apical bien développé tel que le *Physcia stellaris* (HONEGGER, 1978 a, fig. 8, 11, 12; 1978 b, Pl. 2 a). Nous l'avons rencontré chez les asques du *Catolechia wahlenbergii* (BELLEMERE et HAFELLNER, 1982 b) ainsi que chez diverses Lecideaceae et chez des *Biatorella*. Chez toutes ces espèces la structure en bandes ne s'observe que chez les asques encore jeunes, et cesse d'être distincte lorsque l'épaississement apical de la paroi se différencie et que, par exemple, des fibrilles polysaccharidiques y apparaissent, comme c'est généralement le cas chez les Lécanorales. Cette structure passe probablement inaperçue chez les asques dont l'épaississement apical de l'endotunica est faible même s'il se différencie peu. En d'autres termes, c'est en raison de l'important développement du bourrelet sous-apical et de la quasi absence de différenciation polysaccharidique dans celui-ci que la structure en bandes est spécialement distincte chez les asques bituniqués. Mais c'est à tort qu'on l'a considérée comme une de leur caractéristiques. La structure en bandes est sans doute associée, d'une façon générale, à l'épaississement de l'endotunica. Elle est d'autant plus nette que celui-ci est important et ne subit pas de différenciation; elle est par contre d'autant moins perceptible que cet épaississement est faible et que des différenciations y apparaissent précocement.

D'un autre point de vue, les observations faites sur l'*Hysterographium fraxini* montrent que la structure en bandes n'est pas distincte sur des coupes bien axiales alors que chez cette espèce, comme chez les autres asques bituniqués, elle est nette sur des coupes transversales ou sur des coupes longitudinales

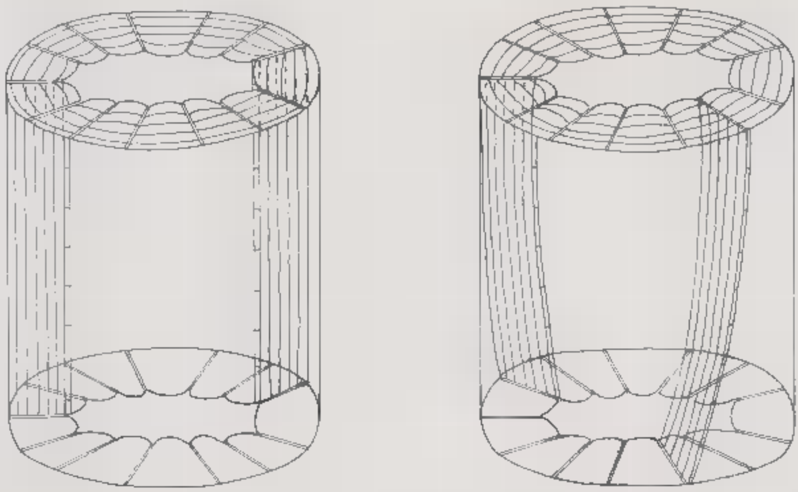


Fig. 6. — Schéma interprétatif de la structure en bandes de la paroi de l'asque de l'*Hysterographium fraxini* (A, hypothèse de bandes longitudinales; B, hypothèses de bandes hélicoïdales).

Fig. 6. — Interpretationsschema der Bandenstruktur der Ascuswand von *Hysterographium fraxini* (A, Hypothese longitudinaler Banden; B, Hypothese schraubenförmiger Banden).

obliques ou tangentielle (Pl. III-B, IV-A) (REYNOLDS, 1971, fig. 5 et 8; GRIFFITHS *in* BECKETT et al., 1974, fig. 289; HONEGGER, 1978 b, pl. 5-F et 1980, fig. 2 à 4; PARGUEY-LEDUC et JANEX-FAVRE, 1982, fig. 15 à 20). Par suite, il faut admettre que la couche d est formée de bandes, rayonnant autour de l'épiplasme, dont la structure est homogène dans des plans radiaux et qui sont alternativement les unes larges et lâches, les autres plus étroites et denses (Fig. 6-A). Les coupes transversales montrent que ces dernières correspondent à de légères saillies de l'épiplasme vers l'extérieur formant autant de cannelures longitudinales dans la paroi ascale. Les bandes lâches sont constituées par un empilement radial de fibrilles disposées plus ou moins tangentiellement avec une face convexe vers l'intérieur. Les bandes denses correspondent à un certain rebroussement de ces fibrilles vers l'extérieur, relativement réduit, accompagné d'un rapprochement; chez l'*Hysterographium fraxini*, ce dernier paraît moins important que chez divers Pyrénomycètes à asques bituniqués (cf. PARGUEY-LEDUC et JANEX-FAVRE, 1982).

Il est probable que les bandes longitudinales radiales de la paroi des asques bituniqués sont en fait disposées selon des hélices très lâches dont l'axe est celui de l'asque et dont le pas est important puisque sur les coupes longitudinales axiales la structure lamelleuse de l'endotunica ne paraît pas perturbée sur une assez grande longueur de l'asque (Pl. III, VI; fig. 6-B). Les cannelures de la face

interne de la paroi ont, bien entendu, cette même disposition. A la suite de ce qu'on a vu plus haut sur les parentés possibles entre les asques bituniqués et d'autres asques à endotunica épaisse on peut penser que ce modèle de structure pariétale des asques ne se limite pas aux seuls asques bituniqués et que sa portée est plus générale.

2) Le mécanisme de la déhiscence.

On a vu plus haut que la structure en bandes n'intervient pas dans la déhiscence de type Jack in the box mais le mécanisme de celle-ci reste à élucider. Les études ultrastructurales n'indiquent pas qu'il y ait, comme le pensent divers auteurs (cf. PARGUEY-LEDUC, 1977) un gonflement préalable de l'endotunica par hydratation qui provoquerait la rupture de l'exotunica. En effet la paroi est mince à ce stade et aucune figure d'asques à spores très âgées ne montre d'ébauche d'un gonflement progressif. Celui-ci doit donc être brutal. Cette soudaineté se conçoit mieux si l'on admet que la rupture préalable de la partie ascale de l'exotunica provoque la disparition du contrôle des échanges osmotiques entre la paroi et l'épiplasme au niveau du résidu de pendentif. Alors la paroi et l'épiplasme dans son entier s'imbibent brutalement. Ce sont les caractères physico-chimiques de la strate de glissement qui permettent l'extension de l'endotunica. L'absence de réactivité de cette strate au test Patag indique que des polysaccharides ne sont pas fondamentalement en cause et qu'il faut plutôt envisager la modification de structures protéiques (ou peut-être lipo-protéiques).

La structure particulière de la partie sommitale de l'exotunica est un autre argument en faveur de l'intervention de celle-ci dans la déhiscence Jack in the box. On a vu en effet que, dès les plus jeunes stades du développement de l'asque, la couche c de la paroi présente, à ce niveau, une spécificité de structure (Pl. 1); celle-ci persiste à la base de l'évagination de l'endotunica où la couche c restée mince, devenue dense et fortement Patag +, constitue l'ossature d'un étroit rebord circulaire et est sans doute à l'origine de la rupture «en opercule» de l'exotunica constatée parfois dans la déhiscence de type Jack in the box (PARGUEY-LEDUC, 1977). Elle peut être rapprochée de ce que l'on sait de l'apex des asques operculés (van BRUMMELEN, 1981) et de la structure de l'épaulement des asques des Teloschistaceae (BELLEMERE et LETROUIT-GALINOU, 1982); elle attire l'attention sur le rôle éventuel de la partie sommitale de l'exotunica dans les processus de déhiscence des asques.

3) Relations entre la déhiscence fissituniquée et d'autres types de déhiscence des asques.

Des études ultrastructurales effectuées récemment chez des Lichens ont conduit HONEGGER (1978 b, c; 1980) à considérer que la déhiscence des asques du *Peltigera canina* et du *Rhizocarpon atroflavescens* subsp. *pulverulentum* étaient des variantes du type bituniqué. Chez cette dernière espèce les figures de HONEGGER (1980) indiquent que la rupture de la paroi interne et le faible glissement qu'elle provoque à la déhiscence se font sur le même emplacement que chez l'*Hysterographium fraxini*, entre l'endotunica et l'exotunica.

Mais il n'y a pas, comme nous l'avons vu, de véritable Jack in the box, car la paroi de l'asque de ce *Rhizocarpon* reste épaisse et conserve un caractère juvénile qui ne permet pas l'allongement de l'endotunica à la déhiscence.

La figure de déhiscence de l'asque du *Peltigera canina* donnée par HONEGGER (1978 b, Pl. 7-B) est tout à fait analogue à celle de l'*Hysterographium fraxini*. L'exoascus rétracté ■ même structure; une couche de glissement apparemment située au même emplacement dans la paroi fonctionne de façon analogue à celle de l'*Hysterographium* en provoquant un Jack in the box typique que la présence d'un bouchon apical amyloïde n'affecte pas. Du strict point de vue de la déhiscence l'asque du *Peltigera canina* se comporte donc comme un asque bituniqué typique et non comme une variante de celui-ci; il ne semble donc pas nécessaire de qualifier le type *Peltigera* de semi-fissituniqué (cf. ERIKSSON 1981 : 19). Par la présence d'une structure en bandes dans leur paroi les asques de ces deux espèces ont été placés près des asques de type bituniqué par HONEGGER (1980) mais considérés comme des variantes de ce type pour deux raisons différentes : le *Peltigera* pour une raison structurale (présence d'un pendentif amyloïde), le *Rhizocarpon* pour une raison fonctionnelle (déhiscence réduite à une sorte de rostre). C'est que le terme de bituniqué, au sens de CHADEFAUD (1973) et de LETROUIT-GALINOU (1973), est défini à la fois par des caractères structuraux (asque à paroi épaisse, non amyloïde, à dôme apical non amyloïde, et généralement pourvu d'une nasse apicale) et des caractères fonctionnels (asque à déhiscence de type Jack in the box = fissituniqué). Pour éviter des confusions, il serait nécessaire, d'une part, de restreindre le terme de bituniqué soit à son sens structural soit à son sens fonctionnel, et, d'autre part, de définir les types d'asques à la fois par leur plan structural et par leur mode de déhiscence et non pas seulement par l'un ou l'autre de ces caractères; ceux-ci, comme on vient de le voir, peuvent en effet être relativement indépendants. De la sorte les asques de l'*Hysterographium fraxini* sont à la fois bituniqués (au sens structural de ce terme) et à déhiscence fissituniquée (= Jack in the box). On a vu plus haut que les données dont on dispose actuellement indiquent qu'une parenté existe entre ce type d'asque et celui des Lécanorales (= type archéascé). Des investigations fines restent à faire pour savoir si les asques bituniqués - fissituniqués forment une unité taxonomique anciennement individualisée ou s'ils se placent sur divers rameaux, issus d'une souche à l'origine non fissituniquée, chez lesquels la déhiscence de type Jack in the box est apparue de façon indépendante, à la suite de modifications de composition chimique et de structure dans certaines parties de la couche profonde de la paroi ascale.

REMERCIEMENTS

Nous sommes heureux de remercier très vivement ceux qui, par leur assistance technique compétente, ont contribué à la réalisation de ce travail : M.C. Malherbe et H. Chacun pour la microscopie électronique, T. Casses pour les dessins, E. Letalnet et E. Vast pour les photographies ainsi que M. André et E. Rodier pour la frappe du manuscrit.

BIBLIOGRAPHIE

BECKETT A., HEATH I.B. et Mac LAUGHLIN D.J., 1974 — An Atlas of Fungal ultrastucture. Longman : London.

BELLEMERE A., 1971 — Les asques et les apothécies des Discomycètes Bituniqués. *Ann. Sc. Nat., Bot. Biol. Vég.* 12, 4 : 429-464.

BELLEMERE A., 1975 — Étude ultrastructurale des asques : la paroi, l'appareil apical, la paroi des ascospores chez des Discomycètes Inoperculés et des Hystériales. *Phys. Vég.* 13, 3 : 273-286.

BELLEMERE A., 1977 — L'appareil apical de l'asque chez quelques Discomycètes : Étude ultrastructurale comparative. *Rev. de Mycol.* 41 : 233-264.

BELLEMERE A. et HAFELLNER J., 1982 a — L'ultrastructure des asques du genre *Dactylospora* (Discomycètes) et son intérêt taxonomique. *Cryptog., Mycol.*, 3, 2 : 71-93.

BELLEMERE A. et HAFELLNER J., 1982 b — L'ultrastructure de l'appareil apical des asques et des ascospores du *Catolechia wahlenbergii* (Ach.) Flotow ex Koerber et de l'*Epilichen scabrosus* (Ach.) Clem. ex Haf. (Lichens, Lécanorales). *Cryptog., Bryol. Lichénol.* 3 (sous presse).

BELLEMERE A. et LETROUIT-GALINOU M.A., 1981 — The lecanoralean Ascus : An ultrastructural preliminary study. In REYNOLDS D.R., Ascomycete Systematics, chap. 5 : 54-70. Springer : New York, Heidelberg, Berlin.

BELLEMERE A. et LETROUIT-GALINOU M.A., 1982 — Le développement des asques et des ascospores chez le *Caloplaca marina* Wedd. et chez quelques Lichens de la famille des Teloschistaceae (*Caloplaca, Fulgensia, Xanthoria*) : étude ultrastructurale. *Cryptog., Bryol. Lichénol.* 3, 2 : 95-137.

BELLEMERE A., MALHERBE M.C. et HAFELLNER J., 1983 — Les asques bituniqués du *Lecanidion atratum* : étude ultrastructurale de la paroi au cours du développement et à la déshicence (en préparation).

BRUMMELEN Van J., 1981 — The Operculate Ascus and allied forms. In REYNOLDS D.R., Ascomycete Systematics, Chap. 3 : 27-48. Springer : New-York, Heidelberg, Berlin.

CHADEFAUD M., 1960 — Les végétaux non vasculaires (Cryptogamie). In CHADEFAUD M. et EMBERGER L., Traité de Botanique Systématique, vol. 1, Masson éd. Paris.

CHADEFAUD M., 1969 — Données nouvelles sur la paroi des asques. *C. R. Acad. Sc. Paris*, sér. D, 268 : 1041-1044.

CHADEFAUD M., 1973 — Les asques et la systématique des Ascomycètes. *Bull. Soc. Mycol. Fr.*, 89, 2 : 127-170.

CHADEFAUD M., LETROUIT-GALINOU M.A. et JANEX-FAVRE M.C., 1968 — Sur l'origine phylogénétique et l'évolution des Ascomycètes des Lichens. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, Mém. Coll. sur les Lichens 1967 : 79-111.

DUGHI R., 1957 — Membrane ascale et reviviscence chez les champignons lichéniques discocarpes inoperculés. *Ann. Fac. Sc. Marseille*, 26 : 3-20.

ERIKSSON O., 1981 — The families of bitunicate Ascomycetes. *Opera bot.* 60 : 1-209.

FURTADO J.S. et OLIVE L.S., 1970 — Ascospore discharge and ultrastructure of the ascus in *Leptosphaerulina australis*. *Nova Hedwigia* 19 : 799-823.

HAFELLNER J. et BELLEMERE A., 1982 a — Elektronenoptische Untersuchungen an Arten der Gattung *Bombyliospora* und die taxonomischen Konsequenzen. *Nova Hedwigia* 35 (2+3) : 207-235.

HAFELLNER J. et BELLEMERE A., 1982 b — Elektronenoptische Untersuchungen an Arten der Flechtengattung *Brigantiaea*. *Nova Hedwigia*, 35 (2+3) : 237-261.

HAFELLNER J. et BELLEMERE A., 1982 c — Elektronenoptische Untersuchungen an Arten der Flechtengattung *Letrouitia* gen. nov. *Nova Hedwigia*, 35 (2+3) : 263-312.

HENSSEN A. et JAHNS H.M., 1973 («1974») — Lichenes : Stuttgart.

HONEGGER R., 1978 a — Licht- und elektronenoptische Untersuchungen an Flechten - Asci von Lecanoratyp. Juris Druck : Zürich. 76 p.

HONEGGER R., 1978 b — The ascus apex in lichenized fungi. I. The *Lecanora-*, *Peltigera-* and *Teloschistes* types. *Lichenologist* 10 : 47-67.

HONEGGER R., 1978 c — Ascocarpontogenie, Ascusstruktur und -funktion bei Vertretern der Gattung *Rhizocarpon*. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 91 : 579-594.

HONEGGER R., 1980 — The ascus apex in lichenized fungi II. The *Rhizocarpon* type. *Lichenologist* 12 : 157-172.

INGOLD C.T., 1933 — Spore discharge in the Ascomycetes. I. Pyrenomycetes. *New Phytol.* 32 : 175-196.

LETROUIT-GALINOU M.A., 1973 — Les asques des lichens et le type archaeascé. *The Bryologist* 76, 1 : 30-47.

LUTTRELL E.S., 1951 — Taxonomy of the Pyrenomycetes. Univ. Missouri Stud. 24, 3 : 1-120.

MÜLLER E., 1981 — The Bitunicate Ascus. In REYNOLDS D.R., Ascomycete Systematics, Chap. 4 : 49-93. Springer : New York, Heidelberg, Berlin.

PARGUEY-LEDUC A., 1977 — Les asques des Pyrénomycètes. *Rev. de Mycol.* 41, 3 : 281-338.

PARGUEY-LEDUC A. et JANEX-FAVRE M.C., 1982 — La paroi des asques chez les Pyrénomycètes : étude ultrastructurale. I. Les asques bituniqués typiques. *Can. J. Bot.* 60 : 1222-1230.

REYNOLDS D.R., 1971 — Wall structure of a bitunicate ascus. *Planta* 98 : 244-257.

REYNOLDS E.S., 1963 — The use of lead citrate at high pH as an electron opaque stain in electron microscopy. *J. Cell. Biol.* 17, 7 : 208-212.

SCHRANTZ J.P., 1970 — Étude cytologique en microscopie optique et électronique de quelques Ascomycètes. II. La paroi. *Rev. Cytol. et Biol. Vég.* 1970, 33 : 111-168.

SPURR A.R., 1969 — A low viscosity embedding medium for electron microscopy. J. Ultr. Res. 26 : 41-43.

THIERY J.P., 1967 — Mise en évidence des polysaccharides sur coupes fines en microscopie électronique. *J. Microscopie* 6 : 987-1018.

TYSON K. et GRIFFITHS D.A., 1976 — Developmental morphology and fine structure of *Placoasterella baileyi*. II. Ascus and ascospore development. *Trans. Br. mycol. Soc.*, 66, 2 : 263-279.

ABRÉVIATIONS DES PLANCHES

(Toutes les photographies ont été obtenues après la réaction Patag)

a	couche a
b	couche b
bs	bourrelet sous-apical
c_1	sous-couche c_1
c_2	sous-couche c_2
c_3	sous-couche c_3
ca	corps axial
co	chambre oculaire
cp	coupole coiffant la chambre oculaire
cr	couronne
d	couche d
e	épiplasme
p	pendentif
r	rebord de l'exoascus
se	strate externe claire de la couche d
sm	strate submédiane de la couche d.

IN DEN ABBILDUNGEN VERWENDETE ABKURZUNGEN

a	Schicht a
b	Schicht b
bs	subapikales, ringförmiges Polster
c_1	Unterschicht c_1
c_2	Unterschicht c_2
c_3	Unterschicht c_3
ca	axialer Körper
co	«chambre oculaire»
cp	die «chambre oculaire» überdeckende Kuppel
cr	Corona, d. i. ein Fibrillenkranz
d	Schicht d
e	Epiplasma
p	nach unten hängender Ringwulst
r	Aussenseite des Exoascus
se	äussere helle Unterschicht der Schicht d
sm	submediane helle Unterschicht der Schicht d

LÉGENDES DES PLANCHES

LEGENDEN ZU DEN TAFELN

Pl. I. — A : Apex d'un jeune asque avant les divisions nucléaires. Au-dessus de l'épaulement la structure de la paroi est un peu différente. Sur le flanc de l'asque la sous-couche c_2 est localement épaissie. — B, C : paroi de l'asque. B, stade un peu plus allongé que A.; C, stade un peu plus allongé que B (glycogène épiplasmique plus abondant).

Tafel I. — Spitze eines jungen Ascus vor den intraascalen Kernteilungen. Im Bereich der apikalen Rundung ist die Struktur der Wand etwas verschieden. Seitlich ist die Unterschicht c_2 lokal verdickt. — B, C : Ascuswand. B : Ascus in einem etwas gestreckteren Stadium als in Abb. A; C : etwas gestreckter als in Abb. B (epiplasmatisches Glykogen reichlicher).

Pl. II. — A : Coupe longitudinale paraxiale à l'apex d'un asque peu avant l'individualisation des spores. La coupe intéresse les fibrilles de la base de la coupole qui entoure le sommet de l'épiplasme (x). La strate claire submédiane de la couche d est distincte (flèche), la strate claire externe de d à l'origine de la déhiscence fissituniquée l'est moins (double flèche). — B : Détail de A. — C : Structure de la paroi latérale de l'asque au même stade que A. La couche d constitue l'essentiel de la paroi.

Tafal II. — A : Achsenparalleler Längsschnitt durch die Spitze eines Ascus kurz vor der Ausbildung der Ascosporen. Der Schnitt berührt die Fibrillen an der Basis der Kuppel, die das Epiplasma oben einhüllt (x). Die helle, submediane Unterschicht der Schicht d ist deutlich sichtbar (Pfeil), die helle, äussere Unterschicht von d, mit der die fissitunicate Öffnungsweise ursächlich zusammenhängt, weniger (Doppelpfeil). — B : Detail von A. — C :

Struktur der seitlichen Ascuswand im gleichen Stadium wie Abb. IIA. Die Schicht d macht mengenmässig den Hauptanteil der Wand aus.

Pl. III. — A : Coupe longitudinale axiale de l'apex d'un asque contenant de jeunes spores. Noter la coupole fibrillo-lamelleuse coiffant la chambre oculaire et formant le pendentif. La couche d a une texture granuleuse autour du pendentif (flèche). — B : Coupe transversale dans un asque au même stade que A. Noter la strate claire submédiane de d et la strate claire externe de d (double flèche) au niveau de laquelle se produira la déhiscence fissituniquée. Noter aussi la structure en accordéon de la couche d (xx) et l'épaississement local de la sous-couche c_2 (x).

Tafel III. — A : Axialer Längsschnitt der Spitze eines junge Sporen enthaltenden Ascus. Man beachte die fibrillär-lamelläre Kuppel, die die «chambre oculaire» überdeckt und den Ringwulst bildet. Die Schicht d hat um den Ringwulst herum eine körnige Textur (Pfeil). — B : Querschnitt durch einen Ascus im gleichen Stadium wie Abb III A. Man beachte die helle, submediane Unterschicht von d sowie die helle, äussere Unterschicht von d, auf deren Niveau die fissitunicate Öffnung des Ascus ablaufen wird. Man beachte auch die Ziehharmonika-Struktur der Schicht d (xx) und die lokale Verdickung der Unterschicht c_2 (x).

Pl. IV. — Coupe longitudinale axiale de l'apex d'un asque contenant de jeunes spores (Détail de III A). Noter la strate claire submédiane de la couche d et la strate claire externe de d à l'origine de la déhiscence fissituniquée.

Tafel IV. — Axialer Längsschnitt der Spitze eines junge Sporen enthaltenden Ascus (Detail von IIIA). Man beachte die helle, submediane Unterschicht von d und die helle, äussere Unterschicht von d, mit der die fissitunicate Öffnungsweise ursächlich zusammenhängt.

Pl. V. — Coupe transversale d'un asque dont les ascospores commencent à se différencier. La strate claire submédiane de la couche d et la strate claire périphérique de d sont distinctes. Noter l'épaississement local de la sous-couche c_2 (x).

Tafel V. — Querschnitt durch einen Ascus, dessen Ascosporen sich zu differenzieren beginnen. Die helle, submediane Unterschicht von d sowie die helle, periphere Unterschicht von d sind deutlich erkennbar. Man beachte die lokale Verdickung der Unterschicht c_2 (x).

Pl. VI. — A : Coupe longitudinale subaxiale d'un asque dont les ascospores commencent à se cloisonner. La coupe passe par la couronne sous-apicale granuleuse (croix). Sur le flanc de l'asque la partie profonde de la couche d commence à perdre sa différenciation (double flèche). — B : Structure de la paroi latérale de l'asque au même stade de développement. Dans la couche d, amincie, la stratification fine est moins nette. — C : Coupe longitudinale paraxiale de l'apex d'un asque dont les spores commencent à se cloisonner. La couche d encore nettement stratifiée est amincie à l'apex. Sa réactivité et sa dédifférenciation sont moindres dans sa partie profonde, à l'apex (flèche) et sur le flanc de l'asque (double flèche), au-dessous d'une couronne sous-apicale de texture granuleuse.

Tafel VI. — A : Subaxialer Längsschnitt eines Ascus im Stadium beginnender Querwandbildung in den Ascosporen. Der Schnitt geht durch die subapikale, körnige Corona (x). Seitlich beginnt der innere Teil der Schicht d seine Textur zu verlieren (Doppelfeil). — B : Struktur der seitlichen Ascuswand im gleichen Entwicklungsstadium. In der dünner gewordenen Schicht d ist die feine Schichtung weniger deutlich. — C : Achsenparalleller Längsschnitt einer Ascusspitze im Stadium beginnender Querwandbildung in den Sporen. Die Schicht d, noch deutlich geschichtet, ist [redacted] der Ascusspitze dünner geworden. Die

Reaktivität und Strukturänderung ist in den tiefliegenden Schichten der Ascusspitze weniger stark (Pfeil), ebenso seitlich in der Ascuwand (Doppelfeil) unter einer ringförmigen, subapikalen Zone granulärer Textur.

Pl. VII. – A, B, C : Structure comparée de la paroi de l'asque au cours de la maturation des ascospores (même échelle pour les trois figures). – A : Les spores secondaires des ascospores ont encore une paroi assez mince. – B : Les spores secondaires à parois plus épaisses ne sont pas encore séparées par de larges méats. – C : Les spores secondaires sont séparées par de larges méats. L'épaisseur de la couche d se réduit fortement tandis que la stratification disparaît. – D : Coupe paraxiale de l'apex d'un asque dont les ascospores ont des spores secondaires bien individualisées. La coupe passe par la base de la coupole de fibrilles perpendiculaires au plasmalemme (x) qui est encore perceptible ainsi que, de part et d'autre (xx), une portion granuleuse de la couche d. La stratification de la couche d n'est plus distincte. La strate claire externe de la couche d où se produira la déhiscence fissituniquée est bien nette. – E : Coupe subaxiale de l'apex d'un asque à un stade légèrement postérieur au précédent. La perte de différenciation d'une partie de la couche d est perceptible à l'apex (flèche) et sur le flanc de l'asque (double flèche).

Tafel VII. – A, B, C : Strukturvergleich der Ascuswand im Laufe der Sporenreifung (für die 3 Abbildungen gilt derselbe Massstab). – A : Die Sekundärsporen der Ascosporen haben noch eine ziemlich dünne Wand. – B : Die Sekundärsporen, nun schon mit dickeren Wänden, sind noch nicht durch breite, interzelluläre Gänge getrennt. – C : Die Sekundärsporen sind durch breite, interzellulare Gänge getrennt. Die Dicke der Schicht d nimmt stark ab und ihre Schichtung verschwindet. – D : Achsenparalleller Längsschnitt der Spitze eines Ascus, dessen Ascosporen bereits Sekundärsporen ausgebildet haben. Der Schnitt geht durch die Basis der Kuppel aus normal zum Plasmalemma stehenden Fibrillen (x), die auch beiderseits eines körnigen Teils der Schicht d nochmals erkennbar sind (xx). Die Schichtung der Schicht d ist nicht mehr deutlich, wohl aber die helle, äussere Unterschicht, wo die fissitunicate Öffnung des Ascus ablaufen wird. – E : Subaxialer Längsschnitt durch die Spitze eines Ascus in einem etwas späteren Stadium als Abb. VII D. Der Verlust der normalen Struktur in einem Teil der Schicht d, in der Spitze (Pfeil) und an der Flanke (Doppelpfeil) ist erkennbar.

Pl. VIII. – Coupe longitudinale du sommet d'un asque après sa déhiscence. La partie dévaginée ne comporte que la couche d (endotunica) dans laquelle la partie interne est bien distincte de la partie externe grâce à la strate claire submédiane de la couche d. L'exotunica est épaissie en particulier au niveau de la sous-couche c_2. Le rebord réactif du sommet de l'exoascus, replié, est très net. Le glissement s'effectue au niveau de la strate claire externe de la couche d.

Tafel VIII. – Längsschnitt durch die Spitze eines Ascus nach der Sporenabgabe. Der vorgestreckte Teil (Endotunica) besteht nur aus der Schicht d, in der der innere Teil dank der hellen, submedianen Unterschicht sehr deutlich vom äusseren abgesetzt ist. Die Exotunica ist verdickt, insbesondere auf dem Niveau der Unterschicht c_2. Die reaktive, äussere Grenzschicht an der Spitze des Ascus ist umgeschlagen und deutlich sichtbar. Als Gleitschicht fungiert die helle, äussere Unterschicht von d.

Pl. IX. – A : Coupe longitudinale du sommet d'un asque après sa déhiscence (détail de la Pl. VIII). Noter le rebord formé par le sommet de l'exotunica au contact de la partie évaginée de l'asque. La strate claire submédiane de l'endotunica est nette. – B : Coupe longitudinale du sommet de l'exotunica après la déhiscence de l'asque. Dans la paroi latérale, les strates a, b, c_1, c_2, c_3 peuvent être discernées. Noter la différenciation de c_3 au contact de l'endotunica dévaginée (flèche).

Tafel IX. – A : Längsschnitt durch die Spitze eines Ascus nach der Sporenabgabe (Detail von Abb. VIII). Man beachte den Rand, gebildet durch den obersten Teil der Exotunica, im Kontakt mit dem vorgestreckten Teil des Ascus. Die helle, submediane Unterschicht der Endotunica ist deutlich. – B : Längsschnitt durch den oberen Rand der Exotunica nach der Sporenabgabe. In der seitlichen Wand können die Schichten a, b, c_1, c_2, und c_3 erkannt werden. Man beachte die Differenzierung von c_3 im Kontakt mit der vorgestreckten Endotunica (Pfeil).

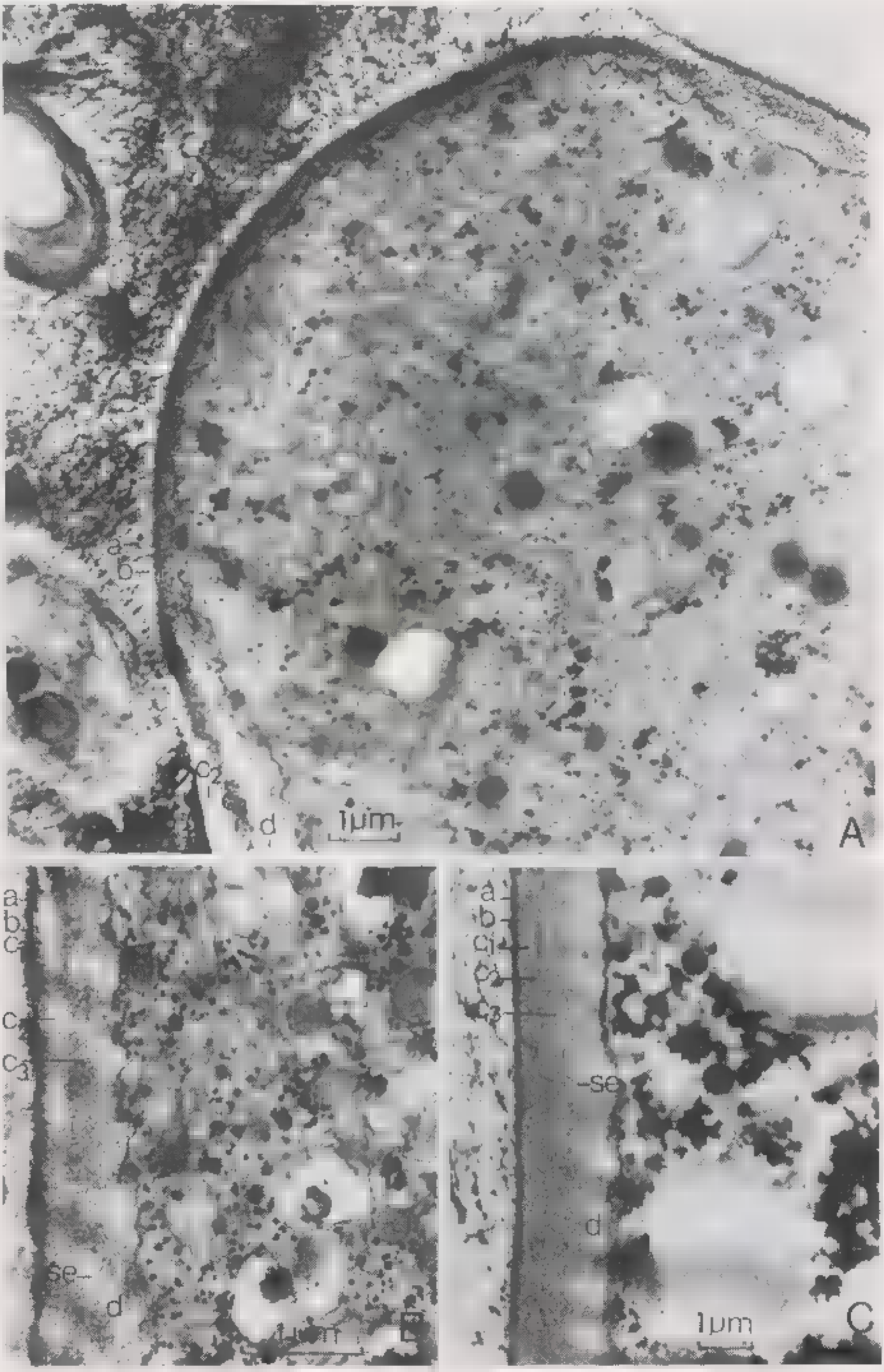


Planche 1

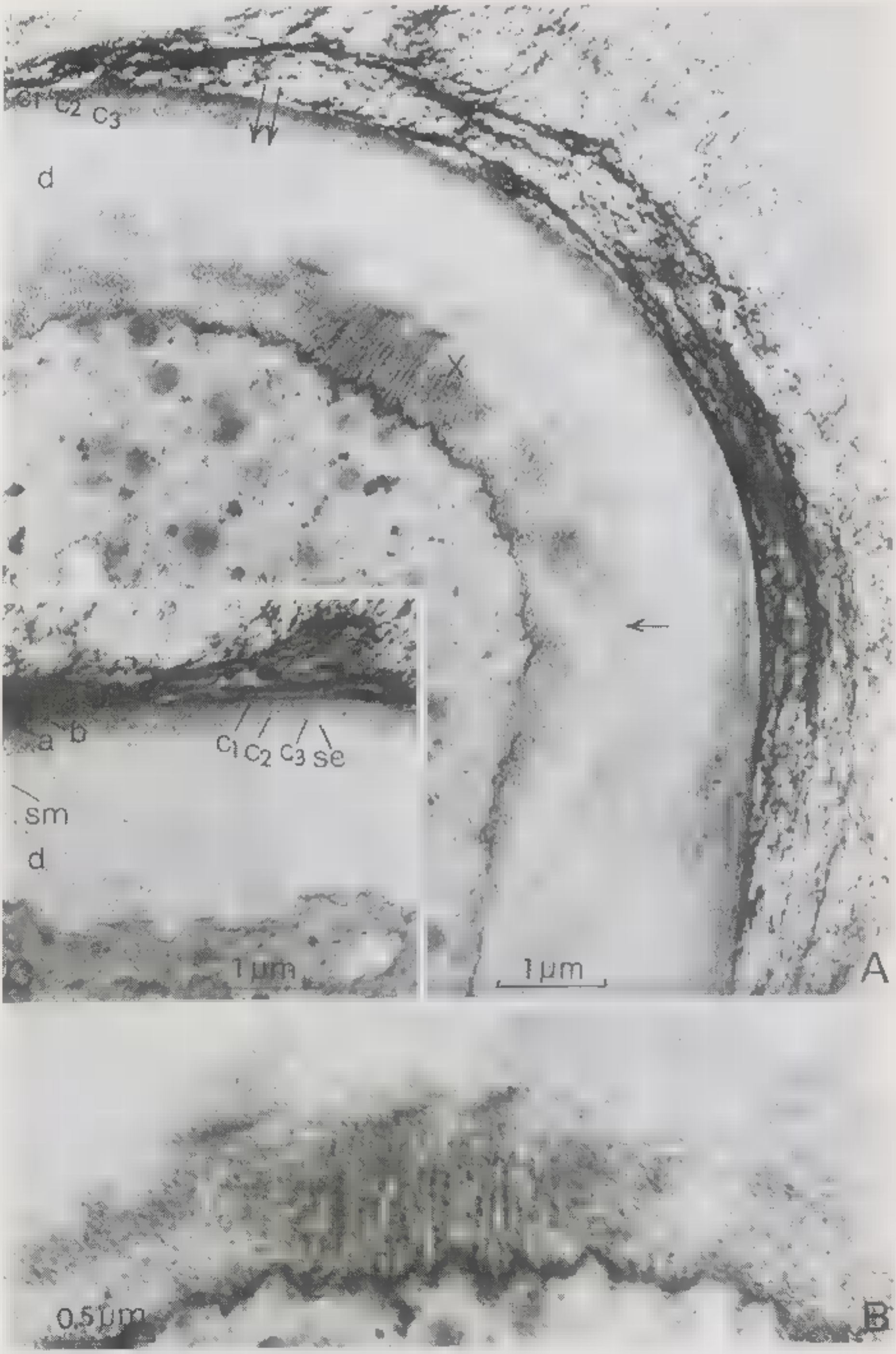


Planche II

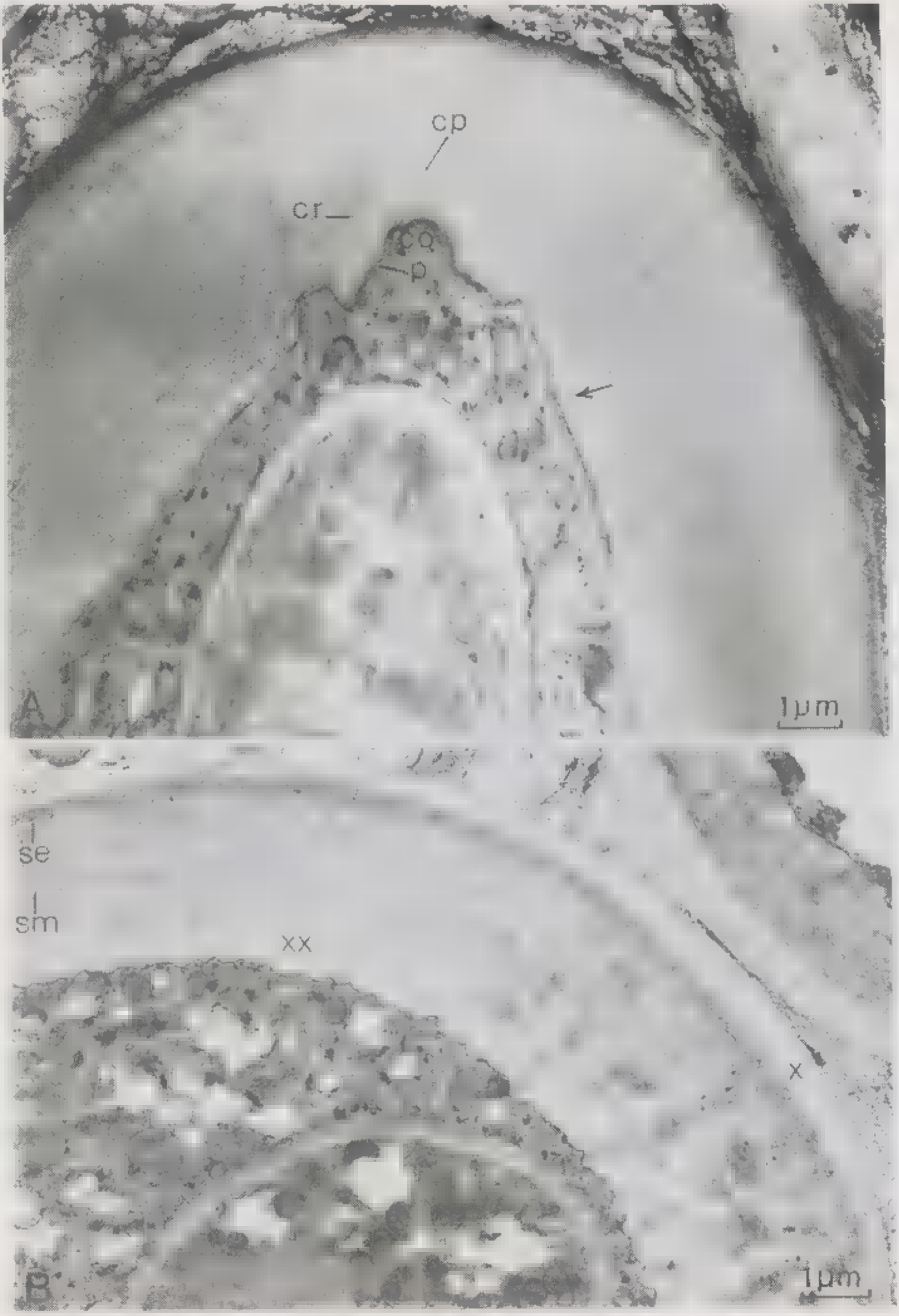


Planche III

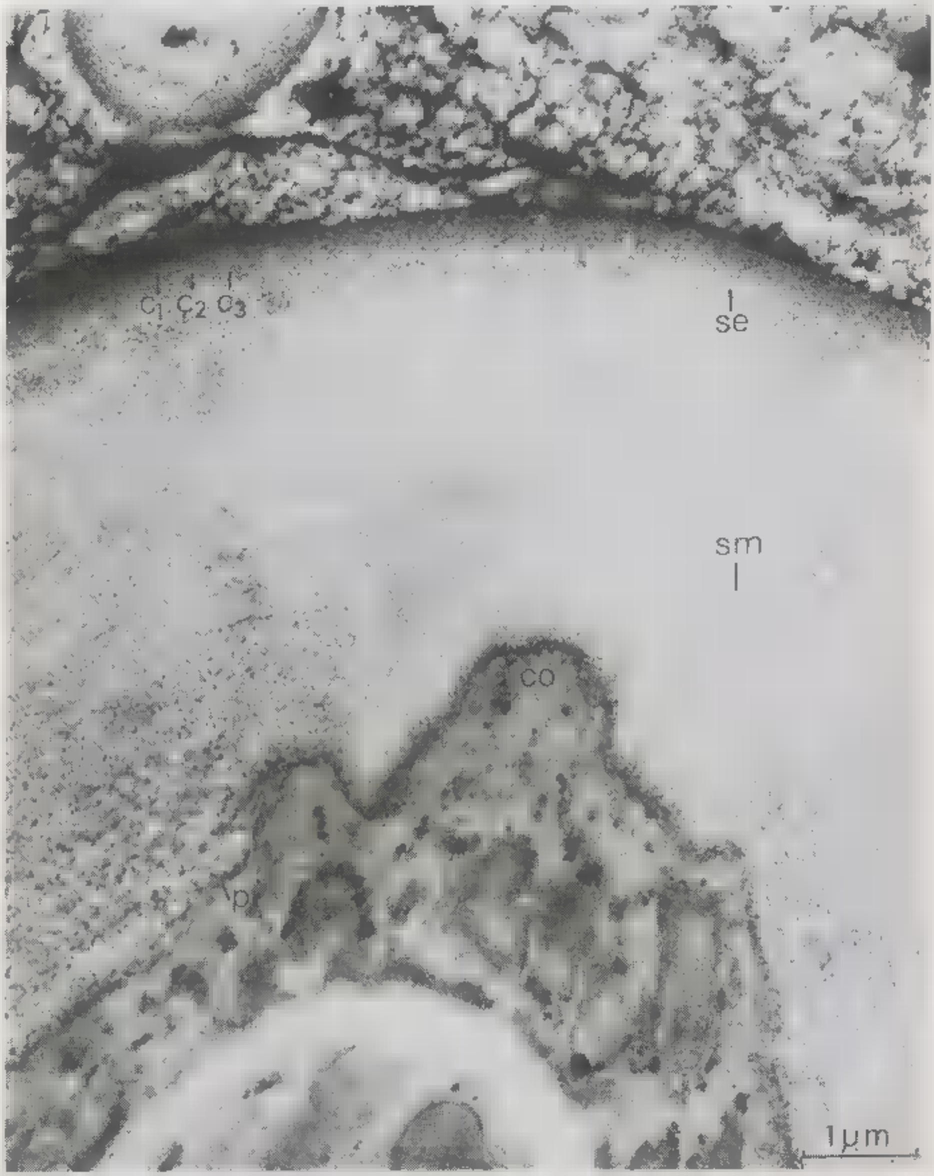


Planche IV

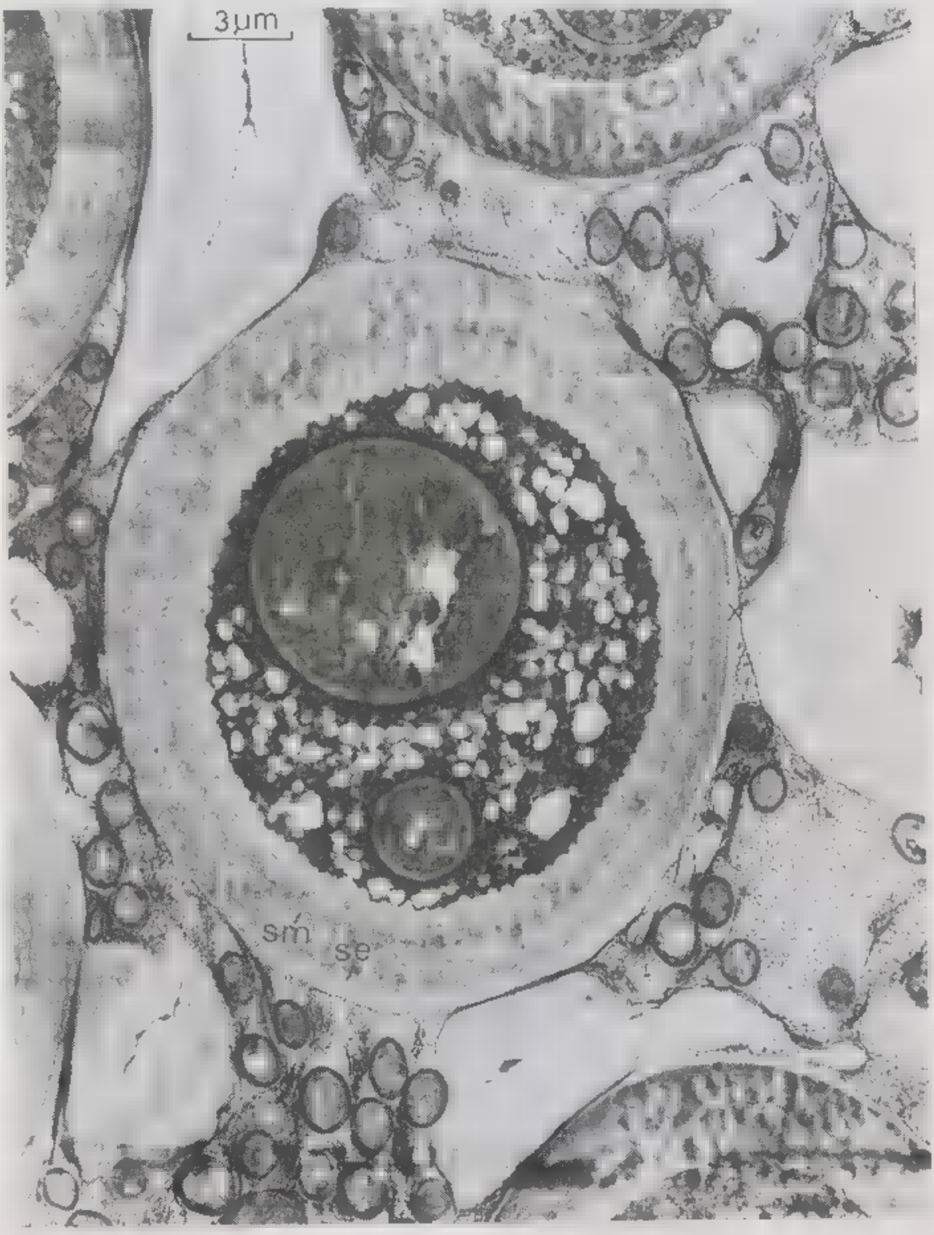


Planche V

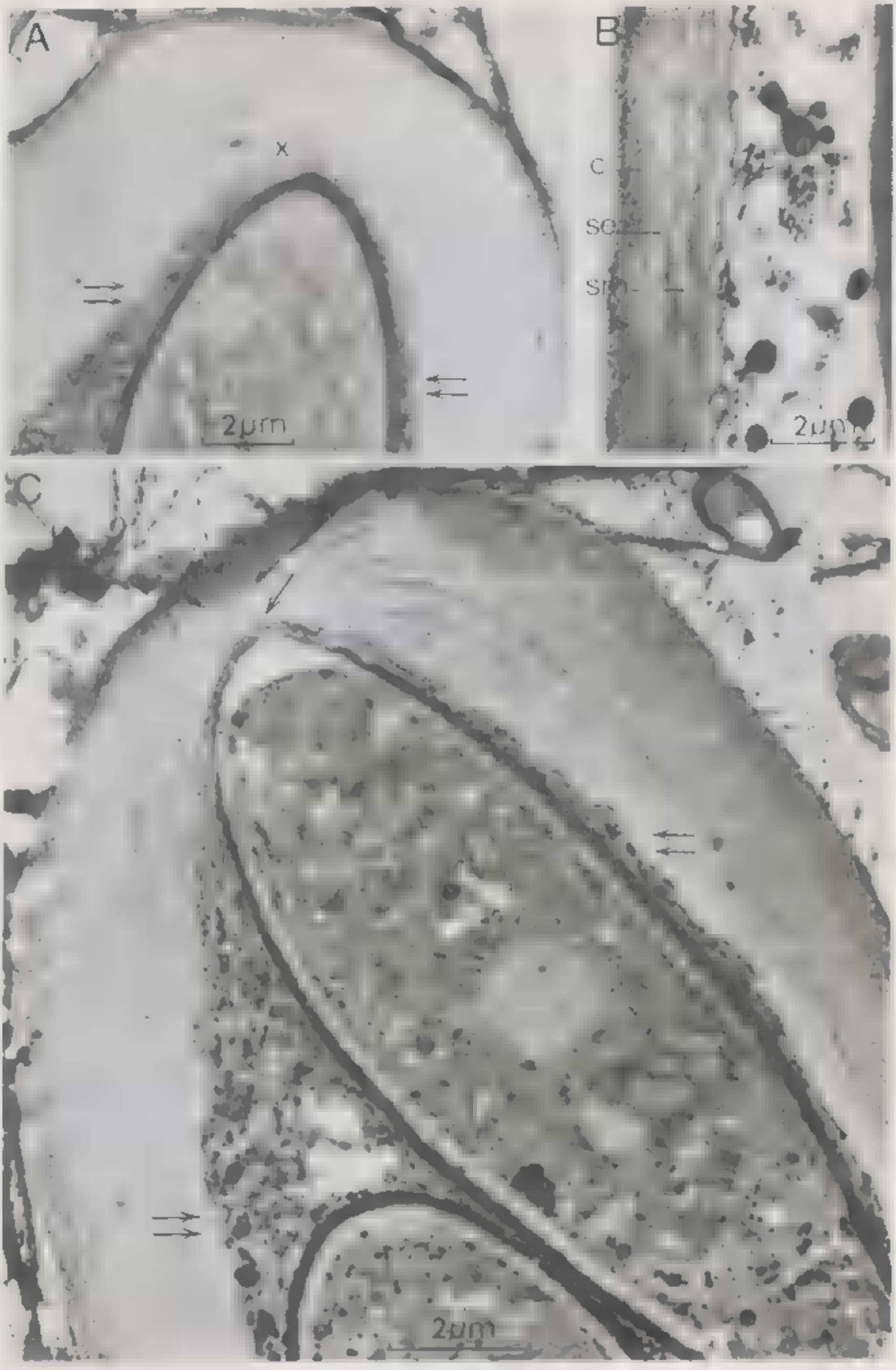


Planche VI

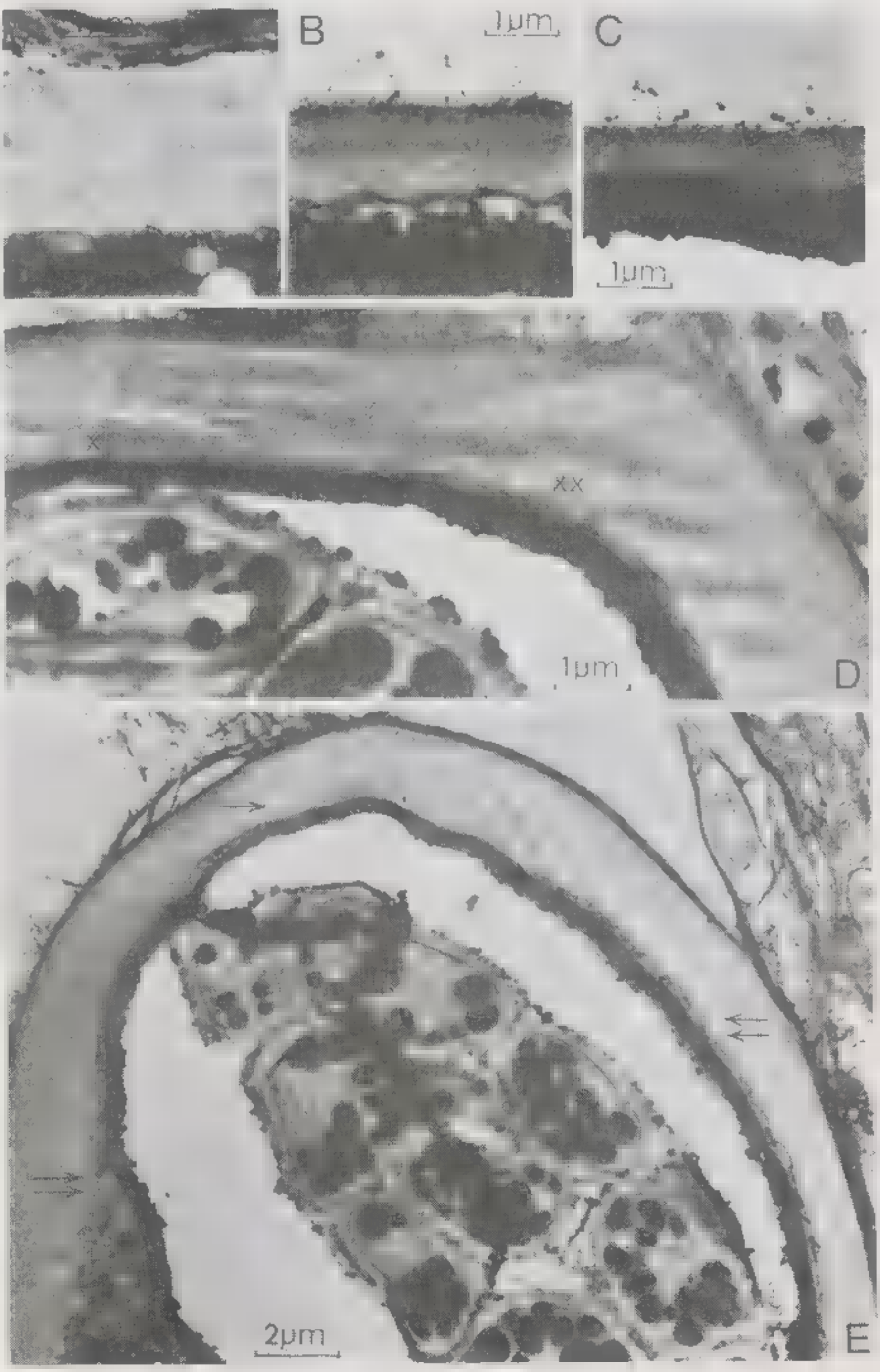


Planche VII

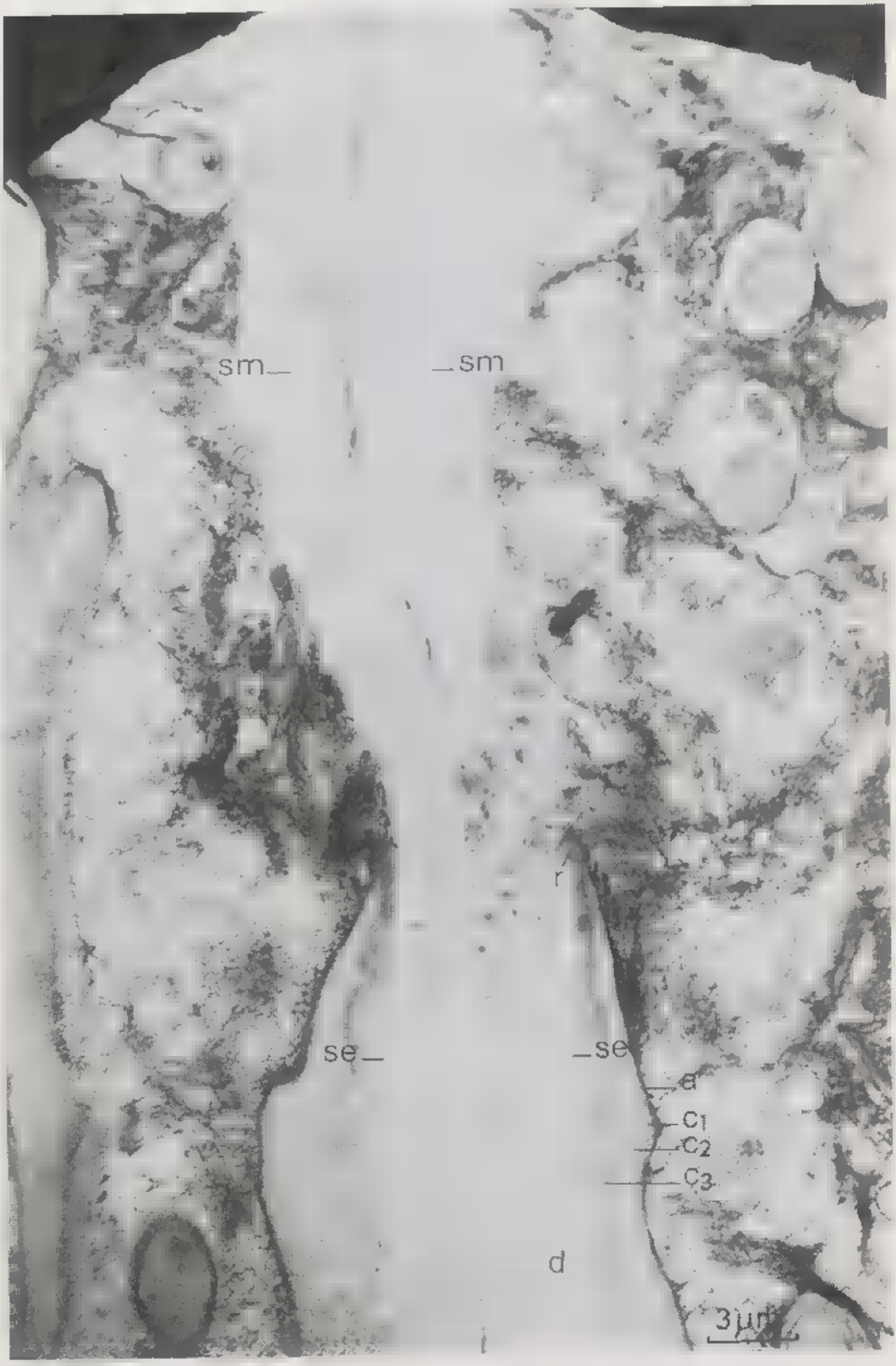


Planche VIII

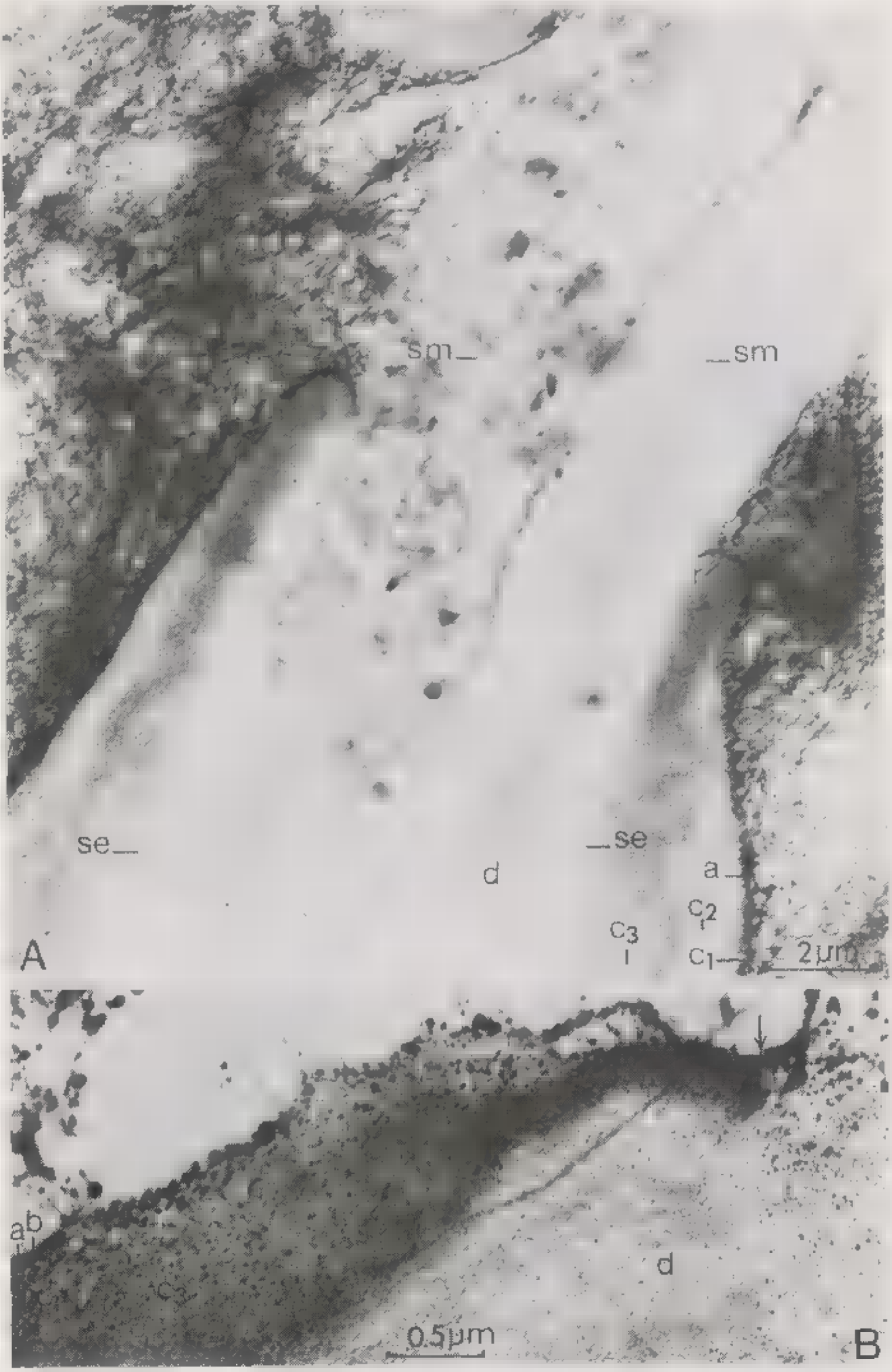


Planche IX